VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

# ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

КЛАСС
CHYTRIDIOMYCETES

Вып. 1

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
„РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР: ИЗУЧЕНИЕ, ОХРАНА
И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ“
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА



ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
CONSILIUM SCIENTIFICUM
„REGNUM VEGETABILE: EXAMINATIO, PROTECTIO AC
USUS RATIONALIS“
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

# DEFINITORIUM FUNGORUM ROSSIAE

Classis CHYTRIDIOMYCETES

Fasc. 1

O. G. GOLUBEVA

Ordo CHYTRIDIALES

Redactor responsabilis
I. V. KARATYGIN

PETROPOLI
«MIR I SEMIA—XCV»
MCMXCV

# ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

**Класс ХИТРИДИОМИЦЕТЫ**

**Вып. 1**

**О. Г. ГОЛУБЕВА**

**Порядок ХИТРИДИЕВЫЕ**

Ответственный редактор
**И. В. КАРАТЫГИН**

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«МИР И СЕМЬЯ—95»
1995

Голубева О.Г. Кл. Chytridiomycetes. Вып. 1. Пор. Chytridiales. — СПб.: Мир и семья—95, 1995. — 168 с. — (Определитель грибов России)

Выпуск включает 175 видов хитридиевых грибов, относящихся к порядку Chytridiales, содержащему семейства Olpidiaceae, Synchytriaceae, Achlyogetonaceae, Rhizidiaceae, Entophlyctaceae, Cladochytriaceae.

Это первая в отечественной микологической литературе сводка по хитридиевым грибам, написанная на основе изучения видов, обитающих на территории России и бывшего СССР, и литературных данных. Приведены краткие сведения по истории изучения, морфологии, ультраструктуре и экологии этой группы грибов. Отмечены виды, имеющие практическое значение как патогены культурных растений. Даны описания таксонов, таблицы для определения семейств, родов и видов. Выпуск иллюстрирован рисунками, отражающими морфологические особенности видов каждого рода; снабжен словарем терминов, списком литературы и указателем латинских названий.

Библиогр. 167 назв. Ил. 40.

**Публикация выпуска осуществлена благодаря поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, грант № 93-04-21402.**

Председатель редакционной коллегии серии профессор М. А. Бондарцева

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий выпуск многотомного издания «Определитель грибов России» посвящен порядку *Chytridiales* — одному из 4 порядков класса *Chytridiomycetes.* Остальные грибы, имеющие в жизненном цикле подвижную одножгутиковую стадию (порядки *Blastocladiales*, *Monoblepharidales*, *Harpochytriales* и класс *Hyphochytriomycetes*) планируется включить в следующий выпуск.

Среди низших грибов с одножгутиковыми зооспорами хитридиевые (порядок *Chytridiales*) — наиболее крупная группа, насчитывающая 68 родов и около 600 видов. Среди них есть почвенные формы, паразиты высших растений, но в большинстве это водные сапротрофы и паразиты водорослей.

В 1850 году А. Браун описал род *Chytridium*, а в 1855 г. вышел его обширный труд по этому роду (Braun, 1850; 1855). Хитридиеподобные организмы описывались и до Брауна, однако ошибочно интерпретировались как внутриклеточные органоиды или органы размножения водорослей. Первые исследования хитридиевых грибов, положившие начало изучению этой группы в России, относятся ко второй половине XIX века (Sorokin, 1874, 1883; Гоби, 1884; Woronin, 1878). В 1863 г. А. Де Бари и М. С. Воронин описали семейство *Chytridieae* (De Bary, Woronin, 1863) с родами *Chytridium*, *Rhizidium* и *Synchytrium*. Впоследствии в этот таксон стали включать разнообразные одноклеточные грибы, в результате чего хитридиевые превратились в сборную группу, включающую «фикомицеты» простого строения.

В 80-х годах XIX века началась систематизация хитридиевых грибов, в которой важную роль сыграли работы русских ученых. Х.Я. Гоби (Гоби, 1884) первым предложил классифицировать низшие грибы в соответствии с количеством жгутиков у зооспор. В дальнейшем этот принцип классификации стал общепризнанным и получил развитие в работах русских и зарубежных ученых (Ячевский, 1927; Головин, 1964; Зеров, 1972; Sparrow, 1960; Karling, 1977).

Крупный вклад в изучение хитридиевых грибов в России внес И.Л. Сербинов (1899а,б, 1901, 1902, 1905), который опубликовал первую монографию по этой группе (Сербинов, 1907), содержащую богатый и достоверный фактический материал, описания новых родов и видов и оригинальные систематические обобщения. Понимание хитридиевых Сер-

бинова в принципе соответствует современным представлениям об этой группе, чего нельзя сказать о некоторых вышедших позднее системах, в которых из хитиридиевых исключались все голокарпические роды (А. Ячевский, П. Ячевский, 1931; Gaumann, 1926; Kreisel, 1969) или к ним присоединялись роды с двужгутиковыми зооспорами (Курсанов, 1940; Fitzpatrick, 1930).

Подавляющее большинство исследований хитридиевых грибов выполнено в Западной Европе, США и Канаде. Данные о распространении и видовом составе этой группы грибов на территории России и бывшего СССР носят отрывочный характер. Наиболее полно изучен видовой состав хитридиевых грибов на территории Ленинградской области (Сербинов, 1907; Райченко, 1902; Наумов, 1954; Литвинов, 1958; Голубева, 1981, 1983, 1984в). Отдельные исследования по этой группе проводились также на Белом море (Артемчук, 1974; 1981; Кузнецов, 1979; 1981; Artemchuk, 1972), Московской области (Кузнецов, 1981; Новогрудский, Теплякова, 1949), на Кавказе (Воронихин, 1920), Урале (Воронихин, 1930), Киргизии (Кузнецов, 1984), Туркмении (Голубева, 1984б), Таджикистане (Кузнецов, 1981), на Украине (Логвиненко, 1970; 1972; Мещерякова, Логвиненко, 1983; Миловцова, 1935; 1938), в Латвии (Литвинов, 1953), на острове Врангеля (Кузнецов, 1981), на Дальнем Востоке (Голубева, 1993), на Алтае (Голубева, 1988). Материалом для настоящего издания послужили, помимо литературных данных, и собственные исследования автора, проводившиеся в течение ряда лет в различных регионах России и бывшего СССР. Учитывая полное отсутствие русскоязычной справочной литературы по этой группе грибов, автор сочла целесообразным включить в определитель виды, обнаруженные на территории бывшего СССР и сопредельных с ним стран, нахождение которых на территории России весьма вероятно. Номера таких видов при диагнозах и в определительных таблицах заключены в скобки. При указании распространения вида вначале дается местонахождение в России, затем в бывших республиках СССР и далее — в зарубежных странах. Книга иллюстрирована оригинальными или заимствованными из различных источников рисунками, подготовленными для издания художницей И.Г. Гай.

В настоящее время рядом авторов активно разрабатывается новая концепция систематики хитридиомицетов, в основе которой лежат ультраструктурные признаки, касающиеся организации зооспор (Barr, 1980; Lange, Olson, 1979 и др.). Такой подход, позволяющий выявлять филогенетические связи между видами, безусловно перспективен для создания естественной системы хитридиомицетов и укладывается в общее русло развития систематики протист (Голубева, 1981; 1984а; 1986). Однако для использования в практике микологических исследований при идентификации вновь обнаруженных видов он непригоден, так как основан на трудоемком методе сравнительной ультраструктурной морфологии зооспор и предполагает обязательное выделение вида в чистую культуру. Поэтому мы придерживаемся традиционных морфологических критериев в разграничении видов с привлечением данных о характере субстрата или виде хозяина, что позволит использовать настоящее издание широкому кругу микологов и других специалистов.

Автор приносит благодарность сотруднику лаборатории микологии БИНИИ Д. Власову за предоставленные материалы по фитопатогенным видам рода *Olpidium*.

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ, ПРИНЯТЫХ ПРИ УКАЗАНИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ

**1. Арктика** (Аркт.)
Мурм. — Мурманская обл.

**2. Европейская часть** (Европ. ч.)
Калуж. — Калужская обл.
Курск. — Курская обл.
Лен. — Ленинградская обл.
Моск. — Московская обл.
Новг. — Новгородская обл.
Перм. — Пермская обл.
Рост. — Ростовская обл.
Смол. — Смоленская обл.
Тамб. — Тамбовская обл.

**3. Западная Сибирь** (Зап. Сибирь)
Горно-Алт. — Горно-Алтайская обл.
Алт. — Алтайский Край
Том. — Томская обл.
Тюмен. — Тюменская обл.

**4. Дальний Восток** (Дальн. Восток)
Амур. — Амурская обл.
Примор. — Приморский Край

## Класс Chytridiomycetes Cejp

Houby I.-Praha, 496 p., 1957.

Лит.: Sparrow, 1960, 1973; Kreisel, 1969; Karling, 1977; Barr, 1978.

Класс объединяет грибы, имеющие в жизненном цикле подвижную стадию в виде планоспоры с одним задним бичевидным жгутиком. Таллом гриба может быть голокарпическим, состоящим из одной клетки, которая целиком превращается в репродуктивный орган, или эукарпическим, имеющим репродуктивный орган и систему ризоидов. Таллом может быть моноцентрическим или полицентрическим, то есть иметь один или несколько органов размножения и соответственно один или несколько центров развития ризоидов.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, выходящими через одну или несколько пор в оболочке спорангия или освобождающимися после полного или частичного разрушения его оболочки. У большинства видов освобождение зооспор связано с формированием специальных структур, папилл, образующихся за счет секреции веществ полисахаридной природы за пределы протопласта спорангия. Половое размножение осуществляется путем планогамии, слияния подвижных гамет, или путем соматогамии, слияния содержимого женского и мужского гаметангиев. Слияние гамет ведет к образованию планозигот или покоящихся спор, которые развиваются в диплоидные талломы. Мейоз происходит при прорастании покоящихся спор. Таким образом, жизненный цикл хитридиомицетов гаплофазный с зиготической редукцией или гаплодиплофазный с чередованием изоморфных или гетероморфных поколений.

Хитридиомицеты обитают в пресной и морской воде как паразиты водорослей и беспозвоночных животных или как сапротрофы на органических остатках растительного и животного происхождения. Некоторые виды паразитируют на наземных растениях.

Хитридиомицеты могут быть изолированы из воды и почвы методом приманок. При этом пробы воды или почвы помещаются в чашки Петри и заливаются стерильной водой, после чего в них помещаются приманки: пыльца сосны, вареные кусочки травы или целлофана, экзувии насекомых, змеиная кожа, семена конопли и т.д. Многие виды хитридиомицетов выделены в чистую культуру и выращиваются на искусственных средах (Fuller, 1978).

Хитридиомицеты распространены во всем мире. Сравнение микофлор Западной Европы и Северной Америки, где эти грибы изучены лучше всего, не выявило существенных различий и случаев эндемизма. Отрывочные сведения о их нахождении в отдаленных районах Арктики, Антарктиды, Австралии и на атоллах в Тихом океане подтверждают представление о их повсеместном распространении. Специальное исследование распространения хитридиомицетов в почве было проведено Гартнером (Gaertner, 1954), изучившим 287 образцов почвы из Африки, Скандинавии и Шпицбергена и выделившим более 60 видов, среди которых преобладали представители родов *Rhizophydium, Karlingia, Phlyctochytrium, Olpidium*. Наибольшая частота встречаемости и видовое разнообразие хитридиомицетов отмечены в тропиках и в умеренной зоне, по мере же продвижения к северу эти показатели убывают.

**Морфологические и ультраструктурные признаки в систематике хитридиомицетов.** Низшие одноклеточные организмы, водоросли, грибы, простейшие обладают небольшим набором морфологических признаков, которые можно использовать в систематике. Кроме того, даже имеющиеся морфологические признаки очень изменчивы. Традиционно используемые в систематике признаки, такие как форма и размеры спорангия, расположение по отношению к субстрату, форма и размеры папилл или выводных трубок, форма апофизы, характер ризоидальной системы в культуре у одного вида хитридиомицета демонстрируют спектр изменчивости на уровне рода или семейства. В последнее время при изучении естественных филогенетических связей низших одноклеточных организмов, объединенных некоторыми авторами в одно царство *Protista*, большое значение приобрел метод сравнительной ультраструктурной анатомии. У водорослей и грибов наиболее богаты ультраструктурными признаками и наиболее консервативны по своей структуре оказались планоспоры. В настоящее время именно данные по ультрастуктуре зооспор используются при выяснении естественных филогенетических связей между группами простейших организмов, к каким относятся и хитридиомицеты.

У большинства хитридиомицетов зооспоры имеют жгутик на заднем конце, однако у некоторых видов он может быть расположен субапикально, латерально или на переднем конце, но при движении направлен назад. Некоторые виды образуют апланоспоры или амебоспоры, лишенные жгутика. Как правило, в жизненном цикле хитридиомицета имеется одна разновидность зооспор, но у некоторых видов отмечен дипланетизм зооспор, то есть зооспоры инцистируются сразу после выхода из спорангия и прорастают во вторичные зооспоры. Зооспоры хитридиомицетов обычно сферические или яйцевидные с одной блестящей глобулой, обычно бесцветной, иногда окрашенной в желтый или оранжевый цвет. У некоторых видов глобула отсутствует и тогда в цитоплазме заметны многочисленные мелкие включения.

К настоящему времени у многих видов хитридиомицетов изучена ультраструктура зооспор и выявлены многочисленные детали их внутренней организации, среди которых, как наиболее важные характеристики, рассматриваются особенности жгутикового аппарата, конфигурация митохондрий, расположение рибосом и микротрубочек, характер

связи липидных глобул и микротел. На основе этих данных выделено несколько основных типов организации зооспор хитридиомицетов (Lange, Olson, 1979; Barr, 1980).

На основе морфологических признаков и особенностей жизненного цикла класс *Chytridiomycetes* разделяется на четыре порядка: *Chytridiales*, *Blastocladiales*, *Monoblepharidales* и *Harpochytriales*. Изучение ультраструктуры зооспор представителей порядка *Blastocladiales* свидетельствует о том, что грибы этой группы являются действительно близкородственными формами. Их зооспоры построены по одному типу, отличающемуся высокой степенью упорядоченности в расположении органелл, которые удерживаются в фиксированном положении своеобразным внутренним скелетом из микротрубочек. Среди хитридиомицетов бластокладиевые грибы отличаются наиболее сложно устроенным талломом и обладают жизненным циклом с чередованием гаплоидного и диплоидного поколений. Таким образом, выявленная здесь высокая степень упорядоченности внутренней организации зооспор коррелирует с другими признаками, свидетельствующими об относительно высоком уровне эволюционного развития грибов этой группы. Ультраструктурное изучение зооспор грибов порядка *Chytridiales* свидетельствует о гетерогенности этого таксона. Зооспоры хитридиевых грибов относятся к нескольким типам строения, не всегда соответствующим выделенным в пределах порядка семействам и родам.

На основе изучения ультраструктурных признаков предложена новая классификация грибов порядка *Chytridiales* и выделены два новых порядка *Spizellomycetales* и собственно *Chytridiales* (Barr, 1980). При этом оказалось, что с ультраструктурными признаками коррелирует ряд морфологических и биологических признаков. Так, в порядок *Spizellomycetales* попадают исключительно почвенные формы с удлиненными зооспорами, склонными к амебоидному движению и лишенные крупной жировой глобулы. Новый порядок *Chytridiales* объединяет водные виды с округлыми зооспорами, в которых всегда присутствует крупная жировая глобула. Выделение родов в системе Барра также проводится на основе ультраструктурных признаков.

Предложенная Барром система, сделанная на основе изучения относительно небольшого числа видов и основанная на сложном и трудоемком методе получения необходимой информации о виде, не может быть использована в определителе, предназначенном для широкого использования микологами разной специализации. Но эти данные необходимо учитывать при рассмотрении естественных филогенетических связей между таксонами.

Существенной морфологической характеристикой хитридиомицета является строение апикальной части спорангия и соответствующий ему способ освобождения зооспор. Спорангий может иметь крышечку (оперкулятный тип раскрытия), может растрескиваться в апикальной части (иноперкулятный тип) или иметь крышечку не снаружи, а внутри выводной трубки (эндооперкулятный тип). В системе Спэрроу (Sparrow, 1960) все хитридиевые грибы разделены на две серии, оперкулятную и иноперкулятную, то есть признаку оперкуляции придается большой таксономический вес. Ультраструктурные исследования развития апи-

кального аппарата хитридиомицетов показали, что онтогенетически иноперкуляция и оперкуляция почти тождественны, то есть они возникают, если разрушение апикального участка оболочки спорангия происходит после дифференциации протоплазмы на зооспоры. Если участок оболочки спорангия растворяется на более раннем этапе онтогенеза, когда цитоплазма еще не дифференцировалась на зооспоры, образуется эндооперкулюм (Taylor, Fuller, 1981).

Зооспоры хитридиомицетов полностью формируются внутри спорангия и активно двигаясь выходят наружу, или их развитие завершается вне спорангия в так называемом пузыре. Пузырь, в который переходит масса еще неподвижных зооспор, не является мембранным образованим как считалось ранее. Электронно-микроскопические исследования показали, что он является производным апикального бугорка или папиллы, в состав которого входят гликопротеины и липополисахариды. При изменении осмотического давления в среде эти вещества набухают и под их давлением происходит раскрытие зооспорангия и образование сферической полой структуры, ограниченной слоем этих веществ. Слой обладает свойством растягиваться, одновременно истончаясь, под давлением поступающей в него массы зооспор. Окончательное созревание зооспор происходит под защитой этой тонкой полисахаридной оболочки, затем они постепенно начинают двигаться, разрывают оболочку и уплывают.

Ультраструктурные исследования показали, что клетки хитридиомицетов являются типичными эукариотическими клетками с развитой эндомембранной системой, аппаратом Гольджи, дистиосомами и рядом уникальных органелл ($\gamma$-частицы, румпосомы) и комплексов органелл (комплекс липидное тело-микротело и околожгутиковый аппарат в зооспорах). В ультраструктурном отношении клетки хитридиомицетов являются более высокоорганизованными, чем клетки высших грибов, обладающие некоторыми чертами прокариот. Эти данные, по нашему мнению, опровергают представление о филогенетической связи хитридиомицетов и высших грибов, основанное на сходстве химического состава оболочек этих групп организмов. Если выводить высшие грибы из хитридиомицетов, то надо признать, что их клетка претерпела регрессивные изменения, утратив высокоразвитую эндомембранную систему и приблизившись тем самым к прокариотической клетке. Разумнее считать, что хитридиомицеты и высшие грибы — две независимые эволюционные линии. Одна из них, приведшая к аско- и базидиомицетам, взяла начало от безжгутиковой дрожжеподобной клетки, близкой по организации к прокариотической бактериальной клетке. В этой линии рано произошел переход к многоклеточной гифальной форме тела, и совершенствование шло не за счет усложнения организации клетки как таковой, а за счет обьединения большого числа клеток и разделения функций между ними. Другая линия, линия хитридиомицетов, взяла начало от более совершенной эукариотической подвижной клетки, имевшей определенные потенции к совершенствованию на клеточном уровне. В этой линии развитие шло не по пути приобретения многоклеточности, а по пути совершенствования клеточной организации.

В состав класса *Chytridiomycetes* входят четыре порядка, краткая характеристика которых приводится в нижеследующей таблице.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОРЯДКОВ*

1. Таллом различного строения, полностью заключенный внутри субстрата или проникающий в него только посредством ризоидов или гиф . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Таллом моноаксиальный, эукарпический, прикрепленный к поверхности субстрата дисковидной подошвой, состоит из верхней спорогенной части и нижней вегетативной, которая сохраняется после освобождения зооспор и способна к дальнейшей споруляции . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **Harpochytriales.**
2. Таллом голокарпический или эукарпический, моно- или полицентрический, зооспоры с крупной глобулой или без нее, прорастают монополярно . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **Chytridiales.**
— Таллом почти всегда дифференцирован на вегетативную систему гифального типа и многочисленные органы размножения, редко моноцентрический, зооспоры без крупной глобулы, прорастают биполярно . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
3. На определенном этапе жизненного цикла на талломе бесполым путем образуются покоящиеся споры с утолщенной орнаментированной мелкими бородавками оболочкой, половой процесс — изо- или анизопланогамия . . . . . . . . . . . . . . . **Blastocladiales**
— Покоящихся спор указанного выше типа не образуется, половой процесс — оогамия, ведущая к образованию ооспор . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **Monoblepharidales.**

## 1. Порядок Chytridiales Cohn

Cohn's Kryptogamen.-Fl. Schles., 3 : 180, 1889.

Лит.: Сербинов, 1907; Sparrow, 1960; Karling, 1977.

Таллом эндобиотический голокарпический или эпи-, эндо- или интербиотический эукарпический. Вегетативная система представлена обычно несептированными ризоидами. Зооспорангии разнообразны по форме, иноперкулятные, экзо- или эндооперкулятные. Зооспоры формируются внутри спорангия, часто с крупной жировой глобулой, инцистируются перед проникновением в субстрат, прорастают монополярно. Покоящиеся споры, полностью заполняющие контейнер, представляющий собой инцистировавшийся спорангий или специальный орган, сформированный половым или бесполым путем. Половое размножение — изогамная планогамия или анизогамная апланогамия.

Наиболее крупный порядок класса *Chytridiomycetes*, включающий 6 семейств, 68 родов и около 600 видов и объединяющий наиболее просто устроенные формы.

Представители порядка обитают преимущественно в пресной воде и почве как паразиты водорослей и беспозвоночных животных или как сапротрофы на различных растительных остатках. Некоторые виды об-

наружены в морской воде на водорослях. Представители родов *Synchytrium* и *Olpidium* паразитируют на наземных растениях. В практическом отношении представляют интерес паразиты культурных растений, *S.endodioticum* — возбудитель рака картофеля и *Olpidium brassicae* — возбудитель черной ножки капусты. Эти виды являются также переносчиками некоторых вирусов культурных растений.

В порядке выделяется 6 семейств, краткая характеристика которых дается в нижеследующей таблице. Нумерация и порядок расположения семейств в определителе отражает усложнение организации таллома их представителей.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ*

1. Таллом моноцентрический голокарпический . . . . . . . . 2.
— Таллом моноцентрический эукарпический, состоящий из зооспорангия или покоящейся споры и отходящих от него ризоидов или гаустория . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
— Таллом эукарпический полицентрический . . **6. Cladochytriaceae.**
2. Инициальная клетка таллома превращается в один зооспорангий, зигота превращается в покоящуюся спору . . . . . **1. Olpidiaceae.**
— Инициальная клетка превращается в сорус зооспорангиев, зигота превращается в покоящийся сорус или просорус . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **2. Synchytriaceae.**
— Инициальная клетка разделяется септами на линейную серию зооспорангиев . . . . . . . . . . . . . . . . **3. Achlyogetonaceae.**
3. Циста зооспоры превращается в зооспорангий, проспорангий или покоящуюся спору . . . . . . . . . . . . . **4. Rhizidiaceae.**
— Циста зооспоры непосредственно не участвует в образовании спорангия, зооспорангий или проспорангий образуется из проростковой трубки . . . . . . . . . . . . . . . . **5. Entophlyctaceae.**

## 1. Семейство **OLPIDIACEAE** Schroet.

Cohn's Kryptogamen-Fl. Schles. 3, 1 : 180, 1889.

Таллом голокарпический, развивается из инфицировавшей хозяина зооспоры и целиком превращается в зооспорангий или покоящуюся спору. В редких случаях из одной зооспоры развивается несколько спорангиев. Для некоторых родов и видов известно половое размножение, которое осуществляется путем слияния изопланогамет или двух протопластов, вышедших из гамет внутри клетки хозяина. В некоторых случаях происходит слияние более крупного женского таллома и мелкого мужского через короткую трубочку или папиллу. Из зиготы развивается покоящаяся спора, которая при прорастании функционирует как зооспорангий. Покоящиеся споры могут образовываться и бесполым путем.

Семейство включает 10 родов и более 100 видов, которые являются внутриклеточными паразитами пресноводных водорослей, морских и

пресноводных грибов из классов *Chytridiomycetes*, *Zygomycetes* и *Oomycetes*, мхов, высших растений и беспозвоночных животных.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ*

1. Зооспорангий с одной или несколькими выводными трубками, оканчивающимися за пределами тела хозяина . . . . . 1. **Olpidium.**
— Зооспорангий с одной или несколькими папиллами . . . . . . 2.
2. Зооспорангий полностью заполняет клетку хозяина, повторяя ее очертания . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. **Rozella.**
— Зооспорангий шаровидный или эллипсовидный, не полностью заполняет клетку хозяина . . . . . . . . . . . . . 3. **Sphaerita.**

## 1. Olpidium (Braun) Rab.

Flora Europaea Algarum, 3 : 288, 1868; *Pleotrachelus* Zopf,1884; *Olpidiaster* Pascher, 1917; *Pseudolpidiella* (pro parte) Cejp, 1959.

Лит.: Литвинов, 1959, Johnson, 1969, Karling, 1942, 1977.

Таллом голокарпический, эндобиотический, не заполняющий полностью клетку хозяина, при созревании одевается оболочкой и превращается в зооспорангий или покоящуюся спору; зооспорангии иноперкулятные, шаровидные, яйцевидные или удлиненные с одной или несколькими выводными трубочками различной длины, выступающими за пределы субстрата, зооспоры с одной глобулой, образуются внутри спорангия и выходят после разрушения оболочки апикальной части выводной трубки; покоящиеся споры толстостенные, иногда лежащие внутри тонкостенного контейнера, при прорастании функционируют как зооспорангии. У некоторых видов известен половой процесс — изопланогамия, после которой двужгутиковая планозигота инфицирует хозяина и превращается в двуядерный покоящийся спорангий. Перед прорастанием в нем происходит кариогамия и мейоз.

Тип рода: *O. endogenum* (Braun) Schroet., 1885.

Род включает 50 видов, широко распространенных, обитающих в пресной воде и почве в качестве паразитов водорослей, грибов, беспозвоночных, протонемы мхов, пыльцевых зерен и корней высших растений. Практический интерес представляют виды, паразитирующие на сельскохозяйственных растениях и переносящие некоторые фитопатогенные вирусы.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Паразит водорослей . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Обитает на другом субстрате . . . . . . . . . . . . . . . 5.
2. Зооспорангии неправильной формы . . . . . . . . . . . . 3.
— Зооспорангии шаровидные, эллипсовидные или грушевидные . . 4.
3. Зооспорангии мешковидные с перетяжкой, паразит водорослей из порядка *Desmidiales* . . . . . . . . . . . . . . 17. **O. saccatum.**
— Зооспорангии трубчатые ветвящиеся, паразит водорослей из порядка *Desmidiales* . . . . . . . . . . . . . (21). **O. utriculiforme.**

4. Выводная трубка зооспорангия длинная изодиаметрическая, на *Desmidiales, Siphonales, Zygnematales* . . . . 5. O. entophytum.
— Выводная трубка длинная вздутая в месте контакта с оболочкой хозяина на *Desmidiales* . . . . . . . . . . . . 4. O. endogenum.
— Выводная трубка короткая, на *Hyalotheca* . . . (8). O. hyalotheca.
5. Паразит беспозвоночных животных в воде . . . . . . . . . 6.
— Обитает на другом субстрате . . . . . . . . . . . . . . . 7.
6. На яйцах коловраток (*Rotiferae*) . . . . . . . 7. O. gregarium.
— На нематодах и цистах *Heterodera schachti* . . . (13).O. nematodae.
— На зооцистах *Vampirella* . . . . . . . . . (22). O. vampirellae.
— На зооцистах *Pseudospora* . . . . . . (15). O. pseudosporearum.
7. Паразит грибов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8.
— Обитает на другом субстрате . . . . . . . . . . . . . . . 9.
8. На мицелии геммах и суспензорах *Pilobolus* . . . . 6. O. fulgens.
— На уредоспорах *Puccinia* . . . . . . . . . . . (20). O. uredinis.
9. На упавших в воду пыльцевых зернах высших растений . . . 10.
— На корнях и надземных органах высших растений . . . . . . 12.
10. Выводная трубка зооспорангия тонкая длинная извитая . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 10. O. luxurians.
— Выводная трубка зооспорангия короткая прямая . . . . . . 11.
11. Обитает в морской воде, зооспоры яйцевидные, 2—3 мкм диам. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12. O. maritimum.
— Обитает в пресной воде, зооспоры шаровидные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14. O. pendulum.
12. В корнях высших растений . . . . . . . . . . . . . . . 13.
— В других органах растений . . . . . . . . . . . . . . . 16.
13. Оболочка покоящихся спор складчатая, на многих видах однодольных и двудольных растений . . . . . . . . . 2. O. brassicae.
— Оболочка покоящихся спор гладкая . . . . . . . . . . . 14.
14. Зооспоры округлые, 2.2 мкм диам. на *Agrostis stolonifera* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (1). O. agrostidis.
— Зооспоры другой формы . . . . . . . . . . . . . . . 15.
15. Зооспоры эллиптические, 4—5 х 8 мкм диам., на *Cucumis*, *Cucurbita* . . . . . . . . . . . . . . . . . . (3). O. cucurbitacearum.
— Зооспоры грушевидные, 3.2—3.5 мкм диам., на *Cucumis sativus*. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (11). O. majus.
— Зооспоры удлиненные, 7—10 мкм диам., на многих видах двудольных и однодольных растений . . . . . . . . . . (16). O. radicale.
16. В листеце *Lemna* . . . . . . . . . . . . . . . . . 9. O. lemna.
— В листьях, стеблях и черешках других высших растений . . . 17.
17. Покоящиеся споры одиночные или группами, с утолщенной оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 18.
— Покоящиеся споры отсутствуют, зооспорангии с одной выводной трубкой, зооспоры округлые, 5 мкм в диам., на молодых листьях *Taraxacum officinale* . . . . . . . . . . . . (18). O. simulans.
18. Зооспоры эллиптические или овальные, 5 х 6—7 мкм, на листьях и стеблях *Vicia unijuga* . . . . . . . . . . . . . 23. O. viciae.
— Зооспоры грушевидные 4 х 6—6.5 мкм, на листьях и черешках *Trifolium* . . . . . . . . . . . . . . . . . (19). O. trifolii.

(1). **Olpidium agrostidis** Sam., Trans. Brit. Mycol. Soc. 17:182, 1932.

Зооспорангии овальные 30—68 x 10—23 мкм, одиночные или группами, располагаются в корневых волосках хозяина. Количество и длина выводных трубок зависят от локализации спорангия.

Зооспоры бесцветные, сферические, около 2 мкм диам., с 1—2 бесцветными гранулами и одним длинным задним жгутиком.

Покоящиеся споры одиночные или группами, 1—10 на корневой волосок, часто встречаются вместе с зооспорангиями, широко-эллипсовидные или яйцевидные 20—30 x 9—17 мкм, покрыты утолщенной оболочкой, состоящей из двух гладких утолщенных слоев. Прорастание не наблюдалось.

Паразит в корнях *Agrostis stolonifera.*

Европа (Великобритания).

2. **Olpidium brassicae** (Wor.) Dang., Ann. Sci. Nat. Bot. 4 : 327, 1886. — *Chytridium brassicae* Wor., 1878; *Asterocystis radicis* de Wild., 1893; *Olpidium berzii* de Wild., 1893; *O. radicicolum* de Wild., 1896; *Pleotrachelus virulentus* Saht., 1962; *Pleotrachelus brassicae* (Wor.) Saht., 1962.

Зооспорангии эндобиотические сферические, 12—20 мкм диам. или эллипсоидальные, 20—45 x 25—220 мкм. Размер и форма зооспорангия зависят от размеров клетки хозяина. Выводные трубки 5—45 мкм длиной, от 1 до 12 на зооспорангий.

Зооспоры сферические, 3.5—5.5 мкм диам. с одним задним бичевидным жгутиком 16—22 мкм длиной.

Покоящиеся споры эндобиотические, овальные или округлые, 8--30 мкм диам. Стенка споры состоит из тонкого гладкого эндоспория и утолщенного экзоспория. Экзоспорий образует складки, что придает покоящимся спорам звездчатую форму.

Паразит в корнях однодольных и двудольных растений из различных ботанических семейств.

Распространен повсеместно.

Этот вид является возбудителем весьма распространенного заболевания — «черной ножки» проростков крестоцветных и кроме того переносчиком нескольких фитопатогенных вирусов.

Вид объединяет в себе ряд биотипов, а возможно и специализированных форм. Изоляты гриба, выделенные из различных растений, нередко отличаются по специализации, а также по некоторым морфологическим признакам.

(3). **Olpidium cucurbitacearum** Barr et Dias, Can.J.Bot. 46 : 1087, 1968.

Зооспорангии сферические, 14—70 мкм диам., эллипсоидальные или цилиндрические, 15—34 x 138 мкм, иногда полностью заполняющие клетку хозяина, с одной, реже двумя выводными трубками.

Зооспоры эллипсоидальные 4—5 x 8 мкм с одним задним бичевидным жгутиком 20—21 мкм длиной, после инцистирования зооспоры принимают сферическую форму.

Покоящиеся споры сферические, 15—34 мкм диам. или эллипсоидальные, 12—19 x 24—36 мкм. Оболочка трехслойная и включает утолщенный гладкий экзоспорий, тонкий мезоспорий и слегка бородавчатый эндоспорий.

Паразит в корнях *Cucumis sativus*, *C. melo*, *Cucurbita pepo*, *C. maxima*, *Citrullus vulgaris*.

Сев. Америка (Канада).

(4). **Olpidium endogenum** (Braun) Schroet., Kryptogamen-Fl. Schlesien, 3(1) : 180, 1885. — *Chytridium endogenum* Braun pro parte, 1885; *C. intestinum* Braun, 1856; *Olpidium intestinum* (Braun) Rab., 1868; *Olpidiella endogena* (Braun) Lagerh. 1888.

Зооспорангии почти сферические или эллипсоидальные, до 35 мкм диам. с гладкой утолщенной бесцветной оболочкой и длинной цилиндрической выводной трубкой, 5 мкм диам., имеющей вздутие в месте контакта с оболочкой клетки хозяина и выходящей за ее пределы на различное расстояние.

Зооспоры сферические, 3 мкм диам., с одной бесцветной глобулой. Покоящиеся споры сферические эллипсоидальные или грушевидные, до 15 мкм диам., с гладкой бесцветной двуслойной оболочкой и крупной жировой глобулой, прорастание не наблюдалось. Паразит в клетках десмидиевых водорослей из родов *Closterium*, *Pleurotaenium*, *Cosmmarium*, *Penium*, *Euastrum*, *Tetmemoru*, *Micrasterias*.

Европ. ч. (Лен., Моск.). — Латвия — Европа, Азия (Китай, Япония), Сев. Амер. (США, Канада).

5. **Olpidium entophytum** (Braun) Rab., Flora Europaea algarum, 3 : 283, 1868. — *Chytridium entophytum* Braun, 1856.

Зооспорангии шаровидные, эллипсоидальные, яйцевидные, грушевидные, 6—30 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой и одной или двумя изодиаметрическими выводными трубками, 4—15 мкм длиной.

Зооспоры шаровидные, 3—5 мкм диам., с бесцветной глобулой. После выхода из спорангия некоторое время остаются неподвижными.

Покоящиеся споры шаровидные или эллипсоидальные, 11—23 x 18 - 30 мкм, с гладкой толстой бесцветной оболочкой и плотным содержимым, прорастание не наблюдалось.

Паразит в клетках зеленых водорослей из родов *Vaucheria*, *Spirogyra*, *Cladophora*, *Oedogonium*, *Desmidium*, *Closterium* и др.

Европ. ч. (Лен.) — Латвия, Грузия. — Европа, Сев. Америка (США).

6. **Olpidium fulgens** (Zopf) Karling, Iconographia Chytridiomycetarum: 19, 1977. — *Pleotrachelus fulgens* Zopf, 1884.

Зооспорангии шаровидные, 6—250 мкм диам., с бесцветной, светло-желтой или красновато-коричневой толстой оболочкой и несколькими прямыми или изогнутыми утончающимися к концам выводными трубками, проникающими через оболочку хозяина.

Зооспоры 2.2—3 мкм диам., яйцевидные, с более широким передним концом, с небольшой бесцветной липидной глобулой, выходят через выводные трубки после растворения их апикальных частей и образуют временно неподвижные группы, способны к амебоидному движению.

Покоящиеся споры не наблюдались. Паразит в мицелии, геммах и суспензорах *Pilobolus crystallinus*, *P.kleinii*.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Германия).

7. **Olpidium gregarium** (Nowak.) Schroet., Kryptogamen-fl. Schlesien, 3(1) : 182, 1885. — *Chytridium gregarium* Nowak., 1876. Табл. I, 1.

Зооспорангии шаровидные, яйцевидные, эллипсоидальные или мешковидные, 30—70 мкм диам., с утолщенной гладкой бесцветной оболочкой и одной широкой короткой выводной трубкой, 7—10 мкм диам., проникающей через оболочку клетки хозяина.

Зооспоры шаровидные, 2.5—4 мкм диам., с одной глобулой, выходят через пору на конце выводной трубки и образуют временно неподвижное скопление или сразу уплывают, способны к амебоидному движению.

Покоящиеся споры шаровидные, с гладкой или слегка ребристой коричневатой оболочкой, 6 мкм толщ., и одной крупной глобулой. Иногда спора расположена внутри сферического контейнера. Прорастание не наблюдалось.

Паразит в яйцах и взрослых особях коловраток из родов *Brachionis*, *Euchlanis*.

Европ. ч. (Лен., Моск.). — Европа, Азия (Япония), Сев. Амер. (США).

Как и у других эндобиотических хитридиевых грибов форма спорангия этого вида может меняться в зависимости от числа спорангиев в клетке хозяина. Если спорангиев несколько в одной клетке, то спорангии мельче и неправильной формы.

(8). **Olpidium hyalotheca** Scherff., Arch.Protistenk., 54 : 200, 1926. Табл. I, 4.

Зооспорангии грушевидные, с тонкой бесцветной оболочкой, по 1—3 в клетке хозяина, занимают большую часть ее объема, 6.5—19 мкм диам. и 9—28 мкм длиной, с короткой выводной трубкой, достигающей наружной поверхности оболочки клетки хозяина.

Зооспоры шаровидные, 3—4 мкм диам., с одной глобулой, расположенной в заднем конце, двигаются скачкообразно.

Покоящиеся споры шаровидные, 8—12 мкм диам., с утолщенной оболочкой, несущей на поверхности небольшое количество прямых длинных шипов. Паразит в клетках десмидиевых водорослей *Hyalotheca dissiliens*, *H. mucosa*, *Desmidium schwartzii*.

Европа (Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (США).

9. **Olpidium lemnae** (Fischer) Schroet., Kryptogamen fl.-Schlesien, 3 : 181, 1885. — *Chytridium lemnae* Fischer, 1884.

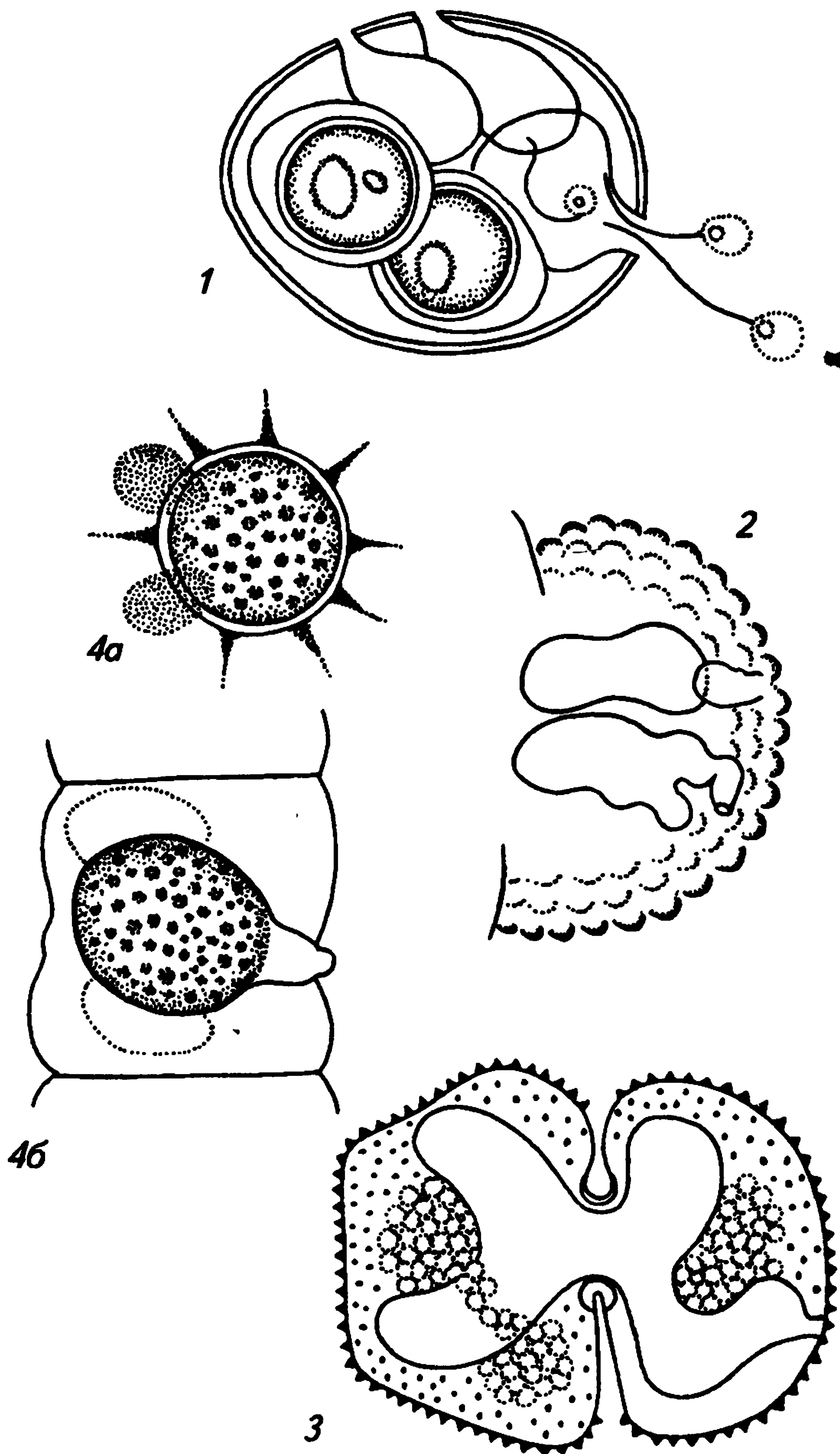



**Таблица I**

*1 — Olpidium gregarium* (по: Sparrow, 1936): покоящиеся споры и зооспорангии в яйце коловратки; *2 — O. saccatum* (по Scherffel, 1926): два пустых зооспорангия в клетке *Cosmarium* sp.; *3 — O. utriculifome* (по: Scherffel, 1926): пустой зооспорангий в клетке *Cosmarium botrytis*; *4 — O. hyalotheca* (по: Canter, 1949): *а* — шиповатая покоящаяся спора; *б* — зооспорангий в клетке *Hyalotheca mucosa*.

Зооспорангии шаровидные с тонкой гладкой бесцветной оболочкой, размер их зависит от размеров пораженной клетки хозяина. Выводная трубка длинная и узкая.

Зооспоры шаровидные с одной бесцветной глобулой.

Покоящиеся споры шаровидные, содержат 1—2 крупные жировые глобулы, оболочка утолщенная двуслойная. Паразит в листеце *Lemna minor*, *L. polyrrhyza*, *L. trisulca.*

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Германия).

10. **Olpidium luxurians** (Tomaschek) Fischer, Rabenhorst Kryptogamen-Fl., 1 (4):29, 1892. — *Chytridium luxurians* Tomaschek, 1879; *Olpidium diplochytridium* (Tomaschek) Schroeter, 1885; *Olpidiella diplochytridium* Lagerheim, 1888. Табл. II, 4.

Спорангии сферические или яйцевидные, до 30 в каждом пыльцевом зерне, различных размеров, до 40 мкм диам., с гладкой бесцветной оболочкой и тонкой извитой выступающей из субстрата выводной трубкой.

Зооспоры удлиненные, с закругленным передним и суженным задним концом, 2 мкм диам., двигаются плавно.

Покоящиеся споры, сферические или эллипсоидальные, 24 мкм диам. с одной крупной жировой глобулой и утолщенной двуслойной оболочкой. Прорастают непосредственно зооспорами.

Паразит — в упавших в воду пыльцевых зернах высших растений.

Европ. ч. (Лен., Новг.) — Украина. — Европа (Австрия, Дания, Германия, Швеция), Азия ( Монголия, Китай), Африка.

(11). **Olpidium majus** Cook, Ann. Mycol., 33 : 72, 1935.

Зооспорангии, как правило, одиночные, мешковидные 20—35 х 34—140 мкм, с короткой выводной трубкой или без нее.

Зооспоры грушевидные, 3.2—3.5 мкм диам., с одним жгутиком 7—8 мкм длиной. Покоящиеся споры одиночные или группами, овальные или сферические, 20—25 мкм диам. Паразит в корнях *Cucumis sativus.*

Европа (Великобритания).

12. **Olpidium maritimum** Hohnk et Aleem, Veroff. Inst. Meeres-Forsch. Bremerhaven, 2 : 227, 1953.

Зооспорангии сферические, 13—22 мкм диам., с гладкой тонкой оболочкой и прямой выводной трубкой, 12 х 4—5 мкм, слегка выступающей из субстрата.

Зооспоры многочисленные, овальные или субсферические, 2.7—4 х 1.9—3 мкм, с одной глобулой в заднем конце, выходят из зооспорангия массой.

Покоящиеся споры, сферические с гладкой оболочкой, 1.2—2.7, при прорастании образуют выводную трубку и зооспоры.

Выделен из засоленных почв и солоноватой воды на пыльцу сосны.

Европ.ч. (Мурм.: Кандалакшский залив Белого моря). — Европа (Германия).

Возможно, что этот вид является на самом деле разновидностью *O.pendulum*, адаптированной к жизни в морской воде. Отличия незначительны: зооспоры несколько меньше и не шаровидные, а яйцевидные. Другое отличие — короткая выводная трубка не имеет видового ранга.

(13). **Olpidium nematodae** Skwortzow, Arch. Protistenk., 57 : 204, 1927.

Зооспорангии одиночные или расположены линейными рядами, шаровидные, 15—35 мкм диам., с гладкой тонкой оболочкой и узкой цилиндрической выводной трубкой, 100—180 х 7 мкм, выступающей за пределы клетки хозяина.

Зооспоры одножгутиковые.

Покоящиеся споры, 25—32 мкм диам. с гладкой двуслойной оболочкой 5 мкм толщ.

Паразит во взрослых особях и цистах нематод *Heterodera schächtii.*

Европа (Германия), Азия (Китай).

14. **Olpidium pendulum** Zopf, A.Schenk. Handbuch d. Bot., 4 : 555, 1890. Табл. II, 1.

Зооспорангии шаровидные со слегка утолщенной, гладкой оболочкой, до 12 в одной клетке хозяина, 30 мкм диам., с короткой широкой выводной трубкой у одиночных экземпляров и с длинной узкой трубкой, если спорангии расположены группой.

Зооспоры шаровидные, 4—5 мкм диам., с маленькой бесцветной глобулой и длинным жгутиком, двигаются быстро.

Покоящиеся споры, шаровидные, с гладкой толстой оболочкой и крупной глобулой, инфекционная трубка сохраняется как придаток, прорастание не наблюдалось.

На упавшей в воду пыльце сосны.

Европ. ч. (Лен.), Сибирь (Горно-Алт.) — Грузия, Киргизия (оз. Иссык-Куль) — Европа, Сев. Америка, Африка.

(15). **Olpidium pseudosporearum** Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 170, 1929. Табл. II, 3.

Зооспорангии яйцевидные, неправильной формы или, если их несколько в клетке хозяина, трубчатые, различных размеров, в зависимости от числа спорангиев в клетке хозяина, обычно 9—12 мкм диам., с тонкой гладкой, бесцветной оболочкой и беловатой, блестящей цитоплазмой, содержащей многочисленные капли масла, выводная трубка короткая, проникающая через оболочку хозяина.

Зооспоры очень многочисленные, мелкие, шаровидные, с маленькой боковой глобулой и очень длинным жгутиком, двигаются скачкообразно.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит в зооцистах амеб *Pseudospora parasitica* и *Pseudosporopsis bacillariacearum*.

Европа (Венгрия).

Вид отличается от *O.vampirellae* наличием глобулы в зооспоре и более короткой выводной трубкой.

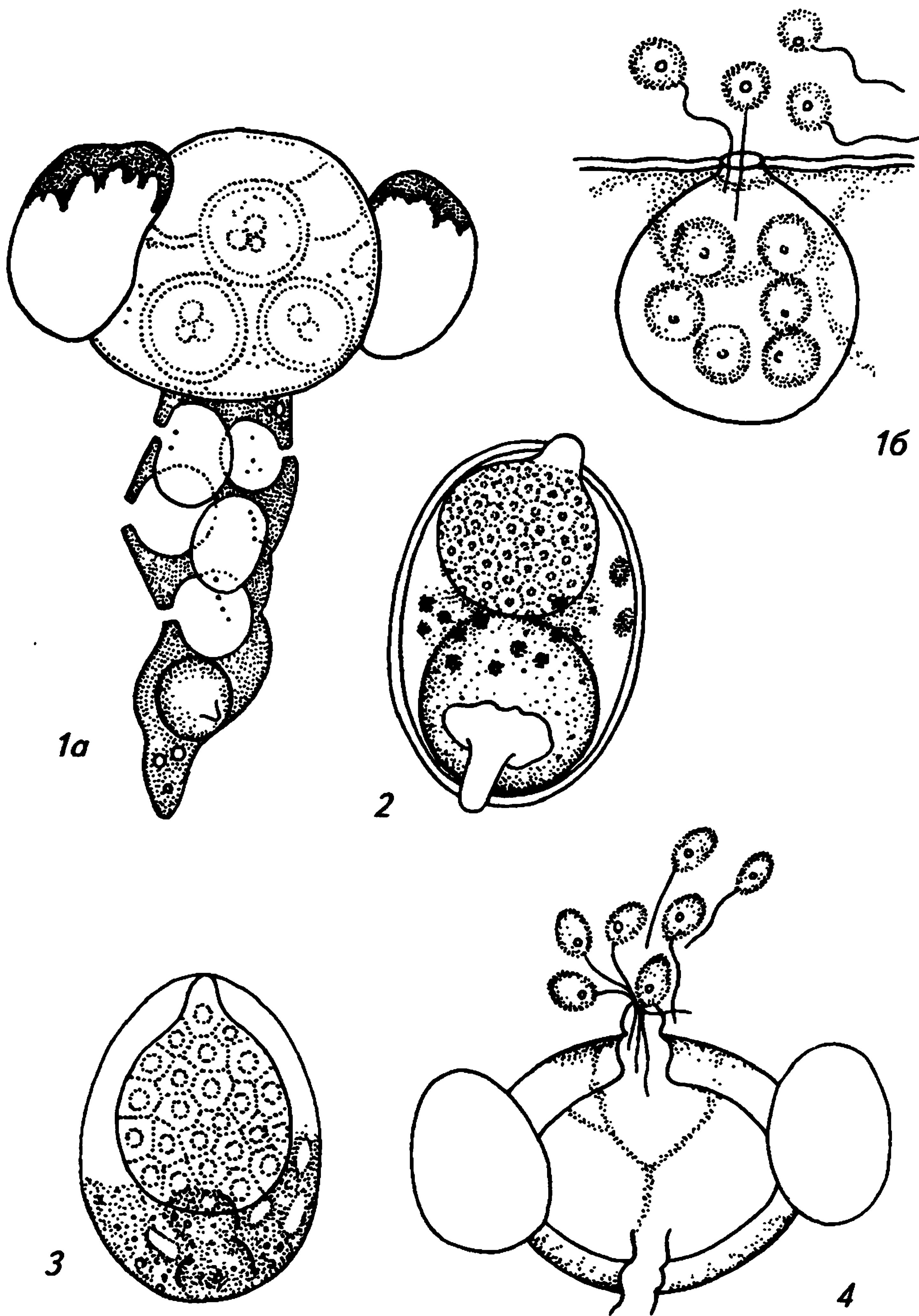



**Таблица II**

*1* — ***Olpidium pendulum*** (по: Johnson, 1969): *а* — проросшее пыльцевое зерно ***Pinus taeda*** с зооспорангиями в пыльцевой трубке и покоящимися спорами в пыльцевом зерне; *б* — освобождение зооспор из зооспорангия; *2* — ***O. vampirellae*** (по Scherffel, 1926): зооспорангии в зооцисте ***Vampyrella*** sp.; *3* — ***O. pseudosporearum*** (по: Scherffel, 1926): зооспорангий с зооспорами; *4* — ***O. luxurians*** (по Johnson, 1969): зооспорангий с двумя выводными трубками в мертвом пыльцевом зерне ***Pinus taeda***.

(16). **Olpidium radicale** Schwartz et Cook, Trans. Brit. Mycol. Soc., 13 : 205, 1939. — *Pleotrachelus bornevanus* Saht., 1962.

Зооспорангии локализованы в эпидермисе или корневых волосках растения-хозяина, сферические или удлиненные, 15—200 мкм диам., нередко заполняют всю клетку растения-хозяина, выводные трубки короткие, 1—3 на зооспорангий.

Зооспоры удлиненные, 7—10 мкм диам., с одним задним бичевидным жгутиком 20 мкм длиной.

Покоящиеся споры, сферические или овальные, 15—100 мкм диам., с гладкой оболочкой 3—5 мкм толщ.

Паразит многих видов однодольных и двудольных растений.

Европа, Сев. Америка.

17. **Olpidium saccatum** Sorokin, Arch. Bot. Nord. France, 2 : 30, 1883. Табл. I, 2.

Зооспорангии мешковидные с гладкой тонкой оболочкой, суженные в средней части, выводная трубка короткая, коническая или цилиндрическая, открывающаяся крупной порой на уровне оболочки клетки хозяина. Зооспоры мелкие с одной блестящей жировой глобулой.

Покоящиеся споры, шаровидные или грушевидные, 11—16 мкм диам., с двуслойной оболочкой, 2 мкм толщ., содержат одну или несколько жировых глобул, располагаются внутри трубчатого контейнера в его расширенной части, отделенной перегородкой.

Образуются, по-видимому, бесполым путем.

Паразит десмидиевых водорослей из родов *Cosmarium*, *Staurastrum Micrasterias*.

Европ.ч. — Европа (Бельгия, Франция, Венгрия, Норвегия), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

18. **Olpidium simulans** dBy. et Wor., Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg., 3 : 29, 1863.

Зооспорангии округлые или удлиненные, реже угловатые, располагаются одиночно или группами, нередко заполняют всю клетку растения-хозяина. Выводная трубка короткая, не выступает над субстратом.

Зооспоры одножгутиковые, бесцветные, округлые, 5 мкм диам.

Покоящиеся споры не обнаружены.

Паразит в клетках молодых листьев *Taraxacum officinale.*

Европ. ч. (Крым., Кавказ). — Европа (Германия).

Часто встречается совместно с *Synchytrium taraxaci* dBy. et Wor.

19. **Olpidium trifolii** Schroet, Kryptogamen-Fl. Schlesien, 3 : 1885—1889.

Зооспорангии округлые, 15—26 мкм диам., или удлиненные, 25—40 х 280 мкм, одиночные или группами (до 20) с 1—7 выводными трубками, нередко заполняют всю клетку растения-хозяина.

Зооспоры грушевидные, 4 х 6—6.5 мкм, с одним задним бичевидным жгутиком.

Покоящиеся споры, шаровидные, 15—41 мкм диам., располагаются одиночно или группами, оболочка утолщенная, трехслойная.

Паразит в листьях, стеблях и черешках *Trifolium repens*, *T. pratense*.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Италия, Чехословакия, Германия), Азия (Япония), Сев. Америка.

20. **Olpidium uredinis** (Lagerh.) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen-Fl., Phycomycet., 1, 4 : 30, 1892. — *Olpidiella uredinis* Lagerh., 1888.

Зооспорангии шаровидные, если одиночные или угловатые, если их несколько в клетке хозяина, 26 мкм диам., с тонкой гладкой бесцветной оболочкой и одной короткой выводной трубкой или папиллой.

Зооспоры яйцевидные или эллипсоидальные, 3—4 мкм диам., с одним задним жгутиком и одной глобулой.

Покоящиеся споры, шаровидные, 16 мкм диам, с толстой, гладкой, бесцветной оболочкой, бесцветным содержимым и крупной жировой глобулой.

В уредоспорах ржавчинных грибов рода *Puccinia*.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Германия).

(21). **Olpidium utriculiforme** Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 213, 1926. Табл. I, 3.

Зооспорангии неправильной формы, мешковидные, трубчатые с широкими или пальцевидными выростами, в крупных клетках хозяина сильно ветвящиеся, состоящие из элементов, достигающих 550 мкм длин. и 20 мкм шир., с тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой и одной порой.

Зооспоры многочисленные, шаровидные, 2.4—2.8 мкм диам., с крупной глобулой и задним жгутиком, 14—15 мкм длин., двигаются плавно, способны к амебоидному движению.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит десмидиевых водорослей из родов *Cosmarium*, *Closterium*, *Euastrum*.

Европа (Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (Канада).

(22). **Olpidium vampirellae** Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 168, 1926. Табл. II, 2.

Зооспорангий шаровидный или яйцевидный, бесцветный, 10—15 мкм диам., с короткой выводной трубкой, 3—4 мкм длин. и 2 мкм шир., проникающей через оболочку хозяина. Зооспорангий в процессе созревания совершает легкие амебоидные движения, в нем имеются сократительные вакуоли.

Зооспоры 2—3 мкм диам., яйцевидные, без жировой глобулы, с плотным блестящим содержимым и одним задним жгутиком, начинают двигаться внутри спорангия и выходят наружу вместе с водянистым содержимым выводной трубки; после выхода некоторое время находятся в состоянии покоя, затем уплывают. Паразит в зооцистах амеб *Vampirella*.

Европа (Венгрия).

Если такие признаки, как амебоидное движение протопласта спорангия и наличие в нем сократительных вакуолей действительно имеют место, а не являются ошибкой наблюдения, то этот вид следует отнести к *Protozoa*, а не к хитридиевым грибам.

(23). **Olpidium viciae** Kusano, J. Cell. Agric. Univ. Tokio, 4 : 183, 1912.

Зооспорангии одиночные или группами, до 20 в одной клетке растения — хозяина, округлые или многоугольные, 26—120 мкм. Размер зооспорангия зависит от размера клетки хозяина и от количества спорангиев в одной клетке. Каждый зооспорангий имеет 1—7 выводных трубок, из которых, как правило, функционирует только одна.

Зооспоры овальные или эллипсоидальные, 5 х 6—7 мкм, с одним задним жгутиком.

Покоящиеся споры, одиночные или группами, до 10 в одной клетке хозяина, с гладкой, двуслойной желтоватой оболочкой. Располагаются в клетках эпидермиса. Образуются в результате полового процесса — слияния двух подвижных гамет. Прорастают зооспорами.

Паразит в листьях и стеблях *Vicia unijuga*. Азия (Япония).

В природе отмечен только на *V. unijuga*, однако при искусственном заражении хорошо развивается на многих видах растений из различных семейств.

## 2. Rozella Cornu

Ann. Sci. Nat. Bot., 5, 15 : 148, 1872. — *Rozia* Cornu, 1872; *Pleolpidium* Fischer, 1892.

Лит.: Sorgel, 1952.

Таллом эндобиотический, голокарпический, вначале имеет вид голого протопласта, расположенного внутри цитоплазмы клетки хозяина, затем одевается оболочкой и превращается в зооспорангий или покоящуюся спору.

Зооспорангий иноперкулятный с тонкой, гладкой оболочкой и одной или несколькими папиллами, полностью заполняет гипертрофированную клетку хозяина или ее сегмент, так что оболочки хозяина и паразита сливаются. Иногда паразит стимулирует образование септ в клетке хозяина, так что клетка растения-хозяина оказывается сегментированной, и в каждом сегменте располагаются один или несколько зооспорангиев паразита.

Зооспоры полностью формируются внутри спорангия, и обычно имеют по одной липидной глобуле.

Покоящиеся споры, эндобиотические, толстостенные, гладкие или шиповатые, лежат свободно в гипертрофированных клетках или сегментах клеток хозяина; при прорастании функционируют как спорангии.

Половой процесс отмечен у одного вида, *R.allomycis*. Соргель (Sorgel, 1952), изучавший его в культуре, отметил гетероталлизм вида и предположил, что половой процесс носит характер плазмогамии совместимых протопластов противоположного полового знака.

Тип рода: *R.septigena* Cornu, 1872.

Род включает 22 вида, которые являются паразитами пресноводных хитридиомицетов и оомицетов. Один вид, *R. marina*, паразитирует на *Chytridium* sp., обитающем в морской воде.

В России найден 1 вид.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Паразит в клетках видов *Achlya* и *Saprolegnia* . . . . 1. R.septigena.
— Паразит в клетках видов *Allomyces* . . . . . . (2). R. allomycis.

1. **Rozella septigena** Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot., 5, 15 : 163, 1872.

Зооспорангии полностью заполняют клетки хозяина и повторяют их форму, с одной или несколькими папиллами; образуются путем последовательного расчленения инициальной клетки таллома на сегменты.

Зооспоры многочисленные, мелкие, изогнутые, без глобул.

Покоящиеся споры, шаровидные со слегка утолщенной оболочкой, покрытой тонкими короткими шипиками, коричневатые, с плотным содержимым, образуются во вздутых, коротких, латеральных ответвлениях гиф хозяина, сообщающихся с основной гифой, или отделенных от нее перегородками, прорастание не наблюдалось.

Паразит в клетках *Achlya racemosa*, *A. polyandra*, *Saprolegnia spiralis*, *S.dioica*.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Франция, Германия, Чехословакия).

(2). **Rozella allomycis** Foust, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 53 : 198, 1937. Табл. III.

Зооспорангии заполняют дистальные отделы гиф хозяина, развиваются линейно в базипетальной последовательности, от 2 до 5 в цепочке, обычно булавовидные, 20—40 x 12—20 мкм, иногда разделенные на несколько более мелких спорангиев, обычно с одной папиллой, 1.3 мкм высотой.

Зооспоры яйцевидные с более широким передним концом, 3—4 мкм диам., с одной глобулой и задним жгутиком, 16 мкм длиной.

Покоящиеся споры образуются во вздутых булавовидных или цилиндрических сегментах гиф хозяина, до 16 спор в каждом сегменте, желтые или красно-коричневые, шаровидные, 12—20 мкм диам., с толстой оболочкой, покрытой тонкими длинными, 1.3 мкм длин., шипами, с центральной бесцветной глобулой, окруженной гранулярной цитоплазмой, при прорастании функционируют как зооспорангии.

Паразит в клетках *Allomyces arbuscula*, *A.javanicus*.

Европа (Швеция), Азия (Китай), Сев. Америка (США), Южн. Америка (Бразилия, Аргентина, Куба, Никарагуа).

## 3. Sphaerita Dang.

Bot. Zeitung, 17 : 398, 1859.

Лит.: Sparrow, 1960; Karling, 1977.

Таллом эндобиотический, голокарпический, окруженный оболочкой, целиком превращается в иноперкулятный, шаровидный или эллипсои-

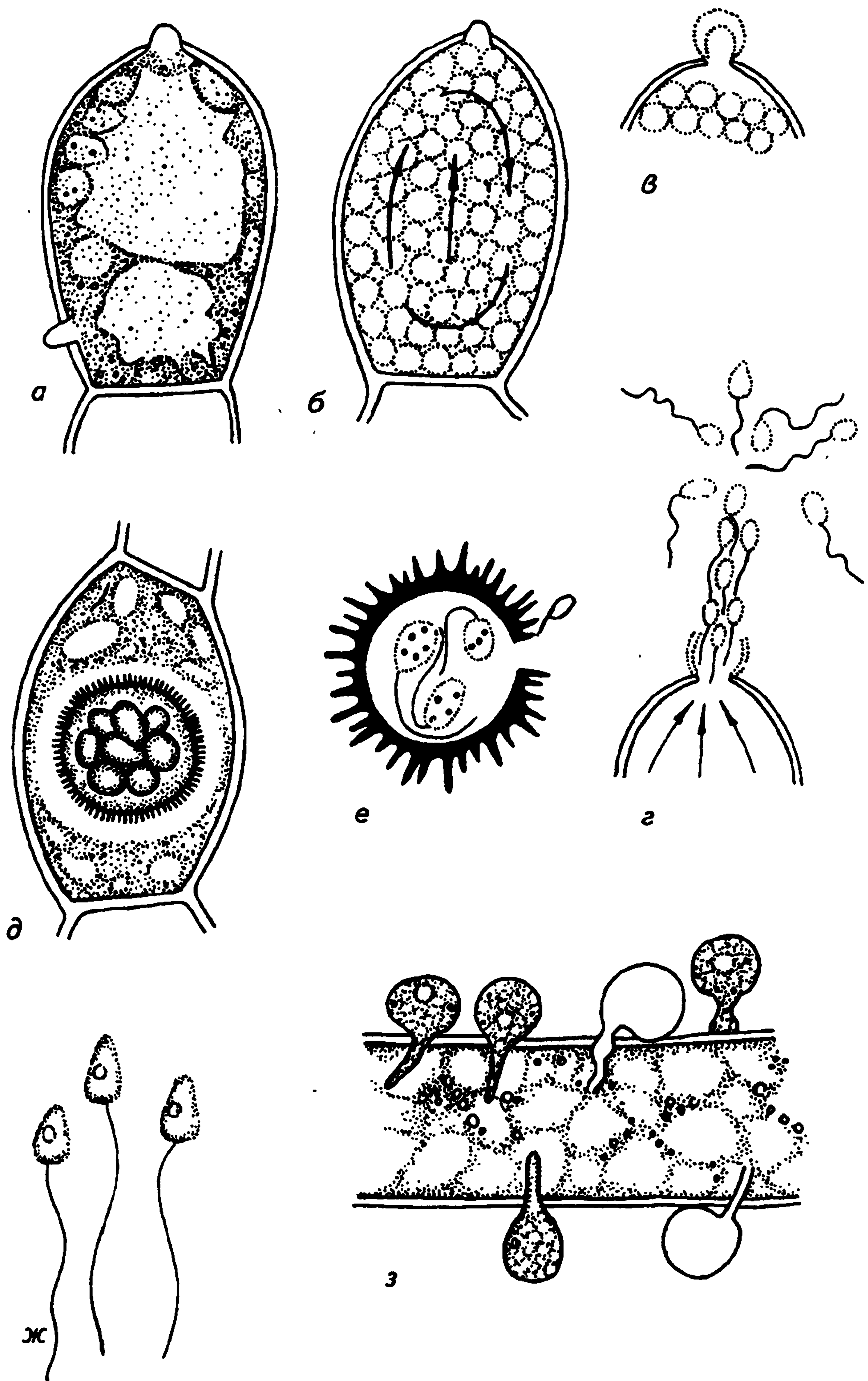



**Таблица III**

*Rozella allomycis* (по: Foust, 1937; Sorgel, 1952): *а* — незрелый зооспорангий в клетке *Allomyces* sp.; *б* — зрелый зооспорангий с зооспорами, стрелки показывают направление вращения массы зооспор; *в* — папилла зооспорангия перед выходом зооспор; *г* — выход зооспор; *д* — шиповатая покоящаяся спора в клетке *Allomyces* sp.; *е* — прорастание покоящейся споры; *ж* — свободноплавающие зооспоры; *з* — зооспоры, прорастающие внутрь клетки хозяина.

дальный спорангий, который при созревании обычно освобождается из клетки хозяина.

Зооспоры одножгутиковые (жгутик прикреплен к передней части зооспоры, но направлен назад) освобождаются из спорангия через разрыв оболочки или через папиллу.

Паразиты в клетках *Rhizopoda* и *Euglenophyceae*.

Тип рода: *S.endogena* Dang., 1886, pro parte (in *Rhizopoda*).

В России известен 1 вид.

**Sphaerita dangeardii** Chatton et Brodsky, Arch. Protistenk., 17 : 8, 1909. — *S. endogena* Dang., 1886, pro parte, (in *Euglena*). Табл. IY.

Зооспорангий шаровидный или эллипсоидальный, тонкостенный, иногда с двумя короткими папиллами.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 1.5—2 мкм диам., после выхода из спорангия некоторое время остаются неподвижными, затем начинают двигаться скачкообразно или амебоидно.

Покоящиеся споры яйцевидные, 8 х 12 мкм, с коричневатой шиповатой оболочкой, при прорастании образуют папиллу и функционируют как зооспорангии.

Паразит в клетках эвгленовых водорослей.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Франция, Румыния, Болгария).

## 2. Семейство SYNCHYTRIACEAE Schroet.

Nat. Pflanzenfam. 1 : 71, 1892.

Таллом голокарпический, при созревании целиком превращается в просорус, сорус спорангиев, покоящийся просорус или покоящийся спорангий.

Зооспорангии иноперкулятные, вначале всегда окружены общей оболочкой соруса.

Зооспоры с одним задним жгутиком и одной жировой глобулой. У некоторых представителей семейства отмечено явление диморфизма зооспор, при котором зооспорангии производят вначале крупные амебоидные первичные зооспоры, которые инцистируются, а при прорастании функционируют как вторичные зооспорангии, производя вторичные более мелкие зооспоры.

Половое размножение — конъюгация изогамных планогамет, из зиготы образуется толстостенная эндобиотическая покоящаяся спора, которая при прорастании функционирует как спорангий или как просорус.

Семейство включает 4 рода (*Synchytrium*, *Micromyces*, *Micromycopsis* и *Endodesmidium*), объединяющих более 200 видов, являющихся внутриклеточными паразитами водорослей, мхов, папоротников и цветковых растений.

Точка зрения на статус родов *Micromyces* и *Micromycopsis* варьирует у разных авторов. Карлинг (Karling, 1953) объединяет роды *Synchytrium* и *Micromyces* на основании сходства их жизненных циклов. В пределах

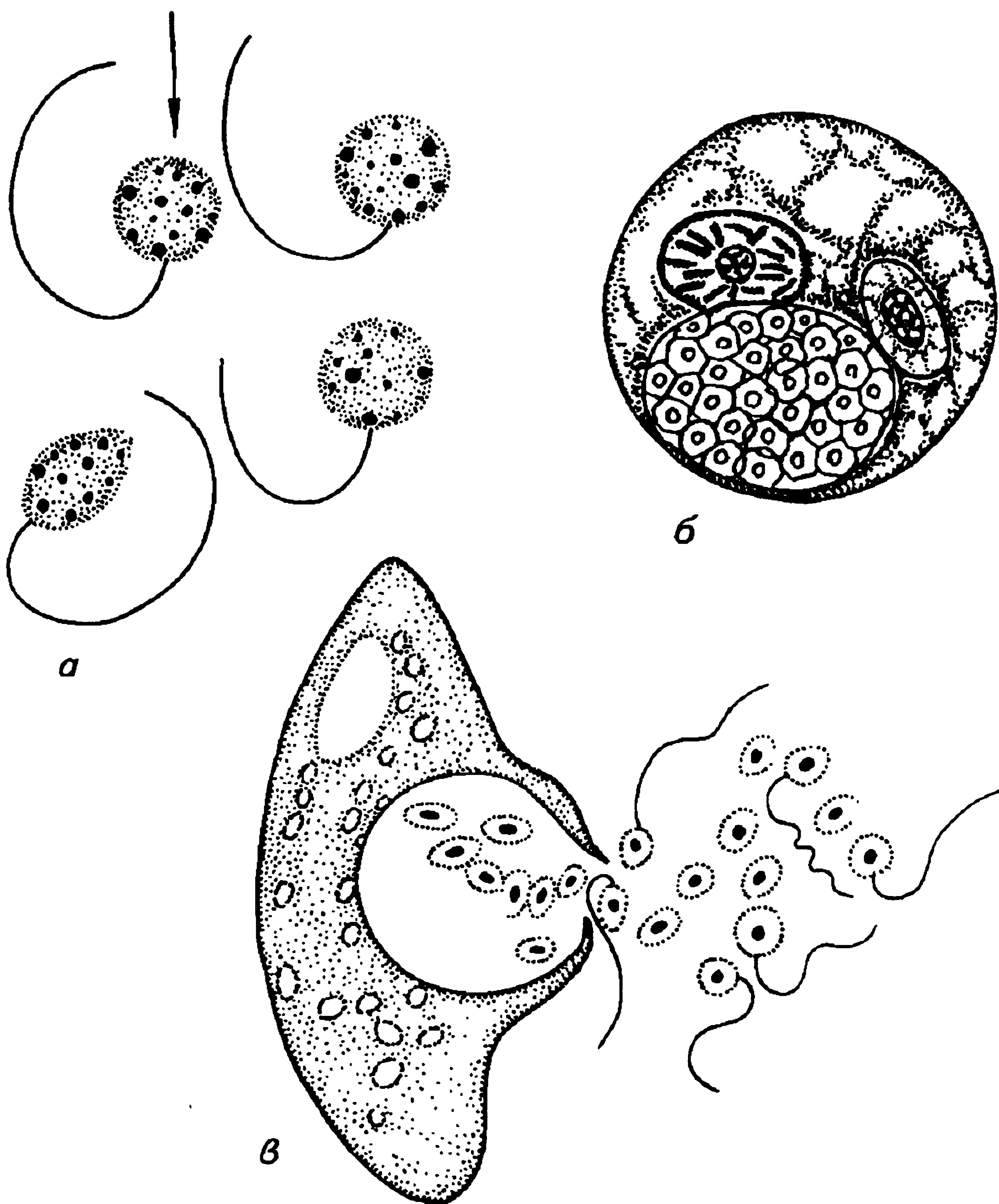



**Таблица IV**

*Sphaerita dangeardii* (по: Dangeard, 1889, 1895): *а* — зооспоры, с прикрепленным спереди и направленным назад жгутиком (стрелка показывавет направление движения зооспор); *б* — зооспорангий в *Englena sanguinea*; *в* — выход зооспор из зооспорангия.

рода *Synchytrium*, объединяющего преимущественно наземные виды, он выделяет подрод *Microsynchytrium*, куда включает водные виды, относимые ранее к *Micromyces*. Впоследствии оказалось, что и некоторые наземные виды *Synchytrium* имеют такой же тип развития, что позволило и их включить в подрод *Microsynchytrium*.

Спэрроу (Sparrow, 1960) сохраняет самостоятельность рода *Micromyces*, но трактует его более широко, присоединяя к нему род *Micromycopsis*. Границы рода *Micromycopsis* так же недостаточно четко очерчены.

По мнению некоторых авторов (Canter, 1949; Reith, 1956a), выделение этого рода после более тщательного его изучения может оказаться излишним. Спэрроу (Sparrow, 1960) объединяет этот род с *Micromyces*, сохраняя самостоятельный статус последнего.

Мы придерживаемся точки зрения Карлинга, который выделяет в семействе 3 рода (*Endodesmidium*, *Micromycopsis*, *Synchytrium*) и разделяет род *Synchytrium* на подроды *Microsynchytrium*, *Mesochytrium*, *Exosynchytrium*, *Eusynchytrium*, *Pycnochytrium* и *Woroninella* на основании различий жизненных циклов видов (Karling, 1977). По предложенной им схеме в процессе эволюции в семействе происходит переход от водных форм к наземным и упрощение жизненного цикла с постепенной утратой отдельных его стадий.

Таким образом, наиболее примитивными оказываются полноцикличные виды: *Micromycopsis cristata* и *M. fischeri*. Следующей ступени эволюции, на которой происходит утрата вторичных зооспор и спорангиев, соответствует подрод *Microsynchytrium* (*Micromyces*).

Дальнейшее упрощение жизненного цикла ведет к формам, объединенным в подроды *Mesochytrium* и *Eusynchytrium*, и заканчивается на видах *Pycnochytrium*, у которых известны только покоящиеся просорусы и *Woroninella*, где известны только сорусы зооспорангиев.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ*

1. Эндопаразит водорослей, в жизненном цикле имеются первичные и вторичные зооспоры . . . . . . . . . . . . (1). **Micromycopsis.**

— Эндопаразит наземных растений или водорослей, вторичные зооспоры в жизненном цикле отсутствуют, вызывает образование галлов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. **Synchytrium.**

## (2). Micromycopsis Scherffel

Arch. Protistenk., 54 : 202, 1926; *Micromyces* Dang. emend Sparrow pro parte, 1960.

Лит.: Canter, 1949; Reith, 1950.

Таллом эндобиотический, голокарпический, вначале без оболочки, амебоидный, превращающийся в просорус или покоящуюся спору. Просорус с толстой гладкой или шиповатой оболочкой.

Сорус формируется как вырост просоруса непосредственно или на конце выводной трубки и разделяется на несколько иноперкулятных одно- или многопоровых спорангиев, не заключенных в общую оболочку.

Первичные зооспоры образуются в спорангиях, одножгутиковые, округлые, способны к амебоидному движению. После инцистирования каждая первичная зооспора дает начало нескольким мелким вторичным зооспорам. В некоторых случаях стадия вторичных зооспор в жизненном цикле отсутствует.

Наличие первичных и вторичных зооспор в жизненном цикле некоторых видов *Micromycopsis* позволяет провести аналогию с представителями порядка *Blastocladiales* — *Allomyces moniliformis* и *Blastocladiella cystogena*, у которых покоящиеся спорангии при прорастании производят крупные двужгутиковые первичные планоспоры, которые после инцистирования образуют вторичные мелкие одножгутиковые планоспоры — гаметы, конъюгирующие попарно. Возможно, что вторичные планоспоры *Micromycopsis* также являются изогаметами, хотя их конъюгация до сих пор никем не наблюдалась.

Тип рода : *M. cristata* Scherff.

Род включает 7 видов, являющихся паразитами водорослей.

В России представители рода не найдены, ниже приводятся описания видов, известных из сопредельных стран.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Просорус с шиповатой оболочкой . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Просорус с гладкой оболочкой . . . . . . . . . . (2). **M. fischeri.**
2. Шипы на оболочке просоруса расположены по спирали, спорангии сферические, 4 мкм диам. . . . . . . . . . . . (1). **M.cristata.**
— Шипы на оболочке просоруса расположены беспорядочно, спорангии треугольные, 13—21 мкм высотой и 7—14 мкм шириной . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (3). **M.mirabilis.**

(1). **Micromycopsis cristata** Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 202, 1926; *Micromyces cristata* var. *cristata* (Scherff.) Sparrow, 1960. Табл. Y, 1.

Просорус шаровидный, 11—16 мкм диам., с утолщенной темно-коричневой оболочкой, несущей шипы, расположенные по спирали, имеющей 5—6 оборотов, иногда с гладкой оболочкой или с неравномерно распределенными шипами. Выводная трубка цилиндрическая, булавовидная или неправильно изогнутая, не простирающаяся за пределы оболочки клетки хозяина. Сорус шаровидный, равный по размерам просорусу, с утолщенной темно-коричневой оболочкой, равномерно покрытой короткими тупыми шипами, при созревании оболочка соруса растрескивается. Сегменты соруса тонкостенные, шаровидные или многоугольные.

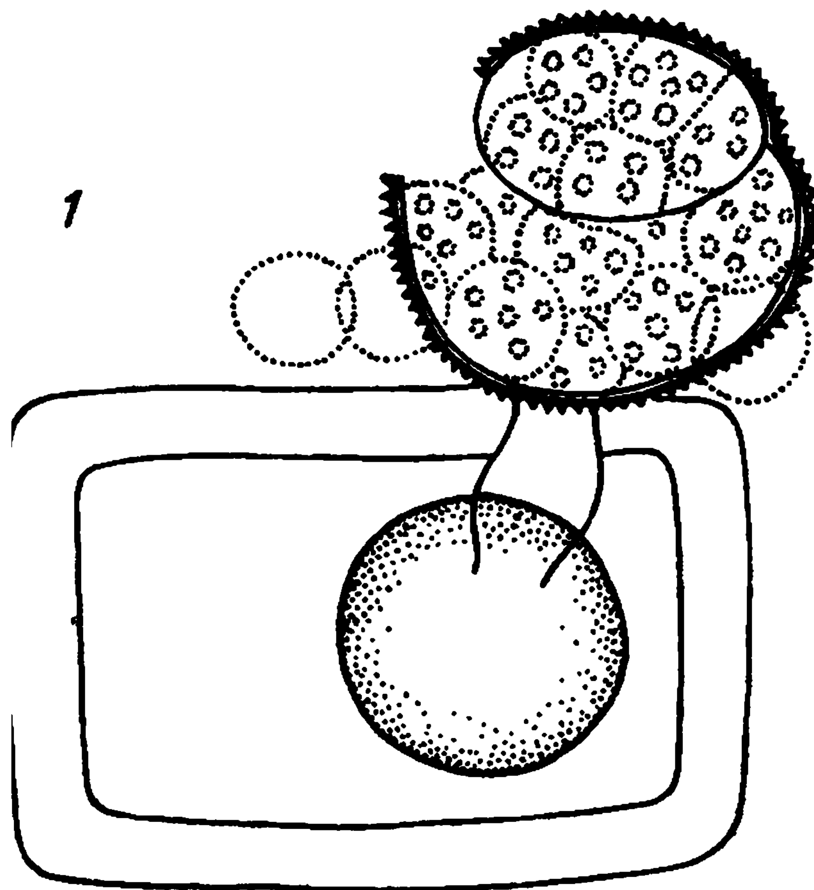
Спорангии (первичные зооспоры), 4 мкм диам., амебоидные, с крупной бесцветной глобулой и жгутиком 6—8 мкм длиной, выходят наружу через пору в сегменте соруса.

Вторичные зооспоры мелкие, активно плавающие, от 3 до 5 в одном спорангии.

Покоящаяся стадия не наблюдалась.

Паразит в клетках *Hyalotheca dubia* и *H. dissiliens*.

Европа (Венгрия, Чехословакия).



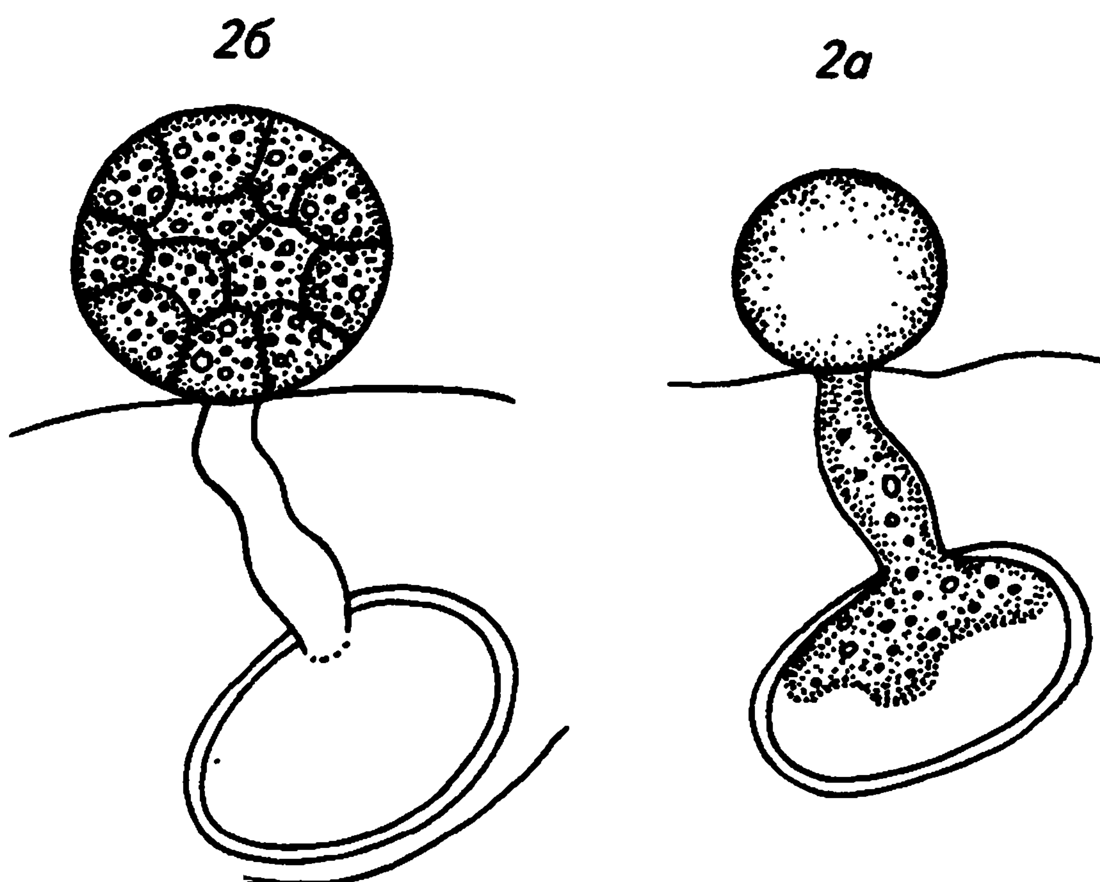




**Таблица V**

— *Micromycopsis cristata* (по: Scherffel, 1926): проросший просорус с выводной трубкой в клетке *Hyalotheca* sp. и сорус зооспорангиев за пределами клетки хозяина; *2* — *M. fischeri* по: Canter, 1949): *а* — выход протоплазмы просоруса за пределы клетки хозяина; *б* — дробление цитоплазмы соруса на зооспорангии.

(2). **Micromycopsis fischerii** Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 208,1926. — Micromyces fischerii (Scherff.) Sparrow, 1960. Табл. Y, 2.

Просорус яйцевидный, 12—17 х 25—40 мкм, или шаровидный, 8—12 мкм диам., с коричневатым плотно-гранулярным содержимым, крупной жировой глобулой и толстой гладкой оболочкой, выводная трубка цилиндрическая, не выходящая за пределы клетки хозяина. Сорус шаровидный, 8—20 мкм диам., с тонкой, гладкой, бесцветной или коричневатой оболочкой, сидящий на оболочке клетки хозяина, реже на эндобиотическом просорусе, разделяется на 2—16 радиально расположенных сегментов, от выводной трубки отделен септой.

Спорангии (первичные зооспоры), по 5 в каждом сегменте, 2, 5—4 мкм диам., с жировой глобулой в переднем конце и жгутиком на заднем, двигаются скачкообразно или амебоидно, после инцистирования образуют 2—6 вторичных зооспор, 2 мкм диам., активно плавающих при помощи жгутика.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит в клетках водорослей *Zygogonium* sp. и *Tetmemorus brebissonii.*

Европа (Венгрия, Великобритания).

Вид отличается от близкого к нему *M. cristata* гладкой оболочкой просоруса и большим числом сегментов в сорусе.

(3). **Micromycopsis mirabilis** Canter, Trans. Brit. Mycol. Soc., 32 : 82, 1949; *Micromyces mirabilis* (Canter) Sparrow, 1960.

Просорус сильно вытянутый, от 75 х 20 до 112 х 57 мкм, менее вытянутый, от 21 х 12 до 67 х 55, или шаровидный, 10—37 мкм диам., с толстой бесцветной оболочкой, несущей шипы, расширенные в основании. Сорус эпибиотический, шаровидный, 28—80 мкм диам., с желто-коричневой оболочкой, покрытой короткими шипиками, образуется на конце выводной трубки и в зрелости содержит от 10 до 100 треугольных зооспорангиев, 13—21 мкм высотой и 7—14 мкм шириной в основании. Зооспоры не наблюдались.

Паразит в клетках Closterium lunula, C.dianea, C.costatum.

Европа (Польша, Великобритания).

## 2. Synchytrium dBy. et Wor.

Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg, 3 : 22, 1863. — *Micromyces* Dang., 1889; *Pycnochytrium* (dBy.) Schroet., 1897; *Woroninella* Raciborsky, 1898; *Miyabella* Ito et Homma, 1926.

Лит.: Karling, 1964; Голубева, 1983, 1986а.

Таллом эндобиотический, голокарпический, развивающийся или в сорус зооспорангиев или в покоящуюся спору. Инициальный одноклеточный таллом функционирует или как сорус, разделяясь при этом непосредственно на зооспорангии или гаметангии, или как просорус, из которого содержимое выходит через пору в оболочке и только после этого сегментируется на спорангии или превращается в покоящуюся спору. Зооспорангии и гаметангии различной формы, преимущественно много-

угольные с бесцветной оболочкой и красным, оранжевым, желтым или бесцветным гранулярным содержимым, раскрывающиеся посредством папиллы или щели.

Зооспоры и гаметы шаровидные или грушевидные с 1—2 крупными жировыми глобулами и одним задним бичевидным жгутиком.

Покоящиеся споры образуются партеногенетически, путем инцистирования инициального таллома или половым путем, после слияния изогамет и инфекции хозяина зиготами, развивающимися в диплоидный таллом; экзоспорий толстый, гладкий, шероховатый или ребристый, бесцветный, светло- или темно-коричневый, или красноватый; эндоспорий тонкий, бесцветный; содержимое различной окраски с многочисленными жировыми глобулами; при прорастании функционируют как просорусы или как спорангии.

Тип рода: *S. taraxaci* dBy. et Wor., 1863.

Все виды рода паразиты, живущие в клетках водорослей, мхов, папоротников, голосеменных и покрытосеменных растений. Всего известно 235 видов рода, обнаруженных на 1350 видах растений из 168 семейств.

Виды рода распространены на всех континентах кроме Антарктиды и известны во всех странах, где проводились микофлористические исследования. На территории СССР зарегистрировано 26 видов рода, из них 5 видов рассматриваются нами как сомнительные, так как содержащаяся в диагнозах информация недостаточна для отнесения их к роду *Synchytrium*. Это: *S. caricis* Golov., *S. punctum* Sorokin, *S. stipae* Golov., *S. tunicae* Golov., *S. urticae* Sorokin.

Большинство видов вызывают отчетливые местные реакции растения-хозяина, образуются галлы различных размеров и формы, которые являются основными макроскопическими симптомами поражения видами *Synchytrium* (Табл. YI). Галлы возникают за счет разрастания одной или нескольких клеток эпидермиса. Как правило, растение в целом повреждается не сильно и остается вполне жизнеспособным. В некоторых случаях органы растения могут деформироваться или обесцвечиваться.

Большинство видов *Synchytrium* приурочено к определенным семействам растений, некоторые виды (*S.chrysosplenii*, *S.punctatum*) отмечены на представителях одного рода или только на одном виде (*S.mercurialis*). Наиболее широкий круг хозяев у *S.aureum*, который является одним из самых всеядных паразитов среди грибов. Он отмечен на 198 видах растений из 34 семейств.

В роде *Synchytrium* Карлинг (Karling, 1964) выделяет 6 подродов на основе различий в жизненном цикле видов. У видов, относимых к подродам *Microsynchytrium* и *Mesochytrium* известны все стадии жизненного цикла — просорусы, сорусы, зооспорангии, зооспоры и покоящиеся споры. Эти полноцикличные подроды различаются по характеру прорастания покоящихся спор: у *Microsynchytrium* они прорастают с образованием соруса зооспорангиев, а у *Mesochytrium* — непосредственно зооспорами. Подроды *Synchytrium* и *Exosynchytrium* характеризуются отсутствием стадии просоруса и также различаются по характеру прорастания покоящихся спор. В подроде *Pycnochytrium*, к которому отно-

сится большинство описанных видов, известны только покоящиеся споры, а в подроде *Woroninella* — только сорусы зооспорангиев.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Жизненный цикл вида включает стадии просоруса, соруса, зооспор и покоящихся спор . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— У вида известны только сорусы спорангиев или только покоящиеся споры . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8.
2. Инициальная клетка таллома представляет собой просорус, и ее содержимое вначале выходит из оболочки и только после этого расщепляется на сорус зооспорангиев; покоящаяся спора при прорастании функционирует как просорус (подрод *Microsynchytrium*) . . 3.
— Стадия просоруса отсутствует, инициальная клетка таллома прямо развивается в сорус зооспорангиев, покоящаяся спора при прорастании функционирует как зооспорангий (подрод *Synchytrium*) . . 7.
3. Паразит водорослей . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4.
— Паразит наземных растений . . . . . . . . . . . . . . . 5.
4. Просорусы и покоящиеся споры покрыты многочисленными короткими шипами, 3.5—3.8 мкм длиной . . . . . . 19. S.spirogyrae.
— Просорусы и покоящиеся споры покрыты редкими длинными шипами, 4—6 мкм длиной . . . . . . . . . . . . 24. S.zygogonii.
5. Поражает надземные и подземные органы растений, вызывает образование галлов, сливающихся в опухоли, паразит сем. *Solanaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8. S.endobioticum.
— Поражает только надземные органы растений . . . . . . . . 6.
6. Галлы крупные, 220—380 x 390—420 мкм, сильно выступающие, на *Succisa pratensis* . . . . . . . . . . . . . . . 21. S.succisae.
— Галлы мелкие, 100—120 x 200—300 мкм, погруженные в ткань хозяина, паразит представителей сем. *Onagraceae* . . . . 9. S.fulgens.
7. Покоящиеся споры многоугольные, почти кубические, 98 мкм диам., с гладкой коричневатой оболочкой и темным содержимым, на видах *Chrysosplenium* . . . . . . . . . . . . . 4. S.chrysosplenii.
— Покоящиеся споры яйцевидные, 50—80 мкм диам., с коричневой оболочкой и золотисто-оранжевым содержимым, на видах *Taraxacum*, *Crepis*, *Hieracium* . . . . . . . . . . . . . 22. S.taraxaci.
8. В жизненном цикле вида известны только сорусы зооспорангиев (подрод *Woroninella*) . . . . . . . . . . . . . . . . . 9.
— У вида известны только покоящиеся споры (подрод *Pycnochytrium*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 10.
9. Сорус 90—700 мкм диам., содержимое оранжевое или желтовато-красное, на видах *Glycine*, *Vigna* . . . . . . . . . 7. S.dolichi.
— Сорус 120—200 мкм диам., содержимое желтое, на видах *Falcata* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6. S.decipiens.
— Сорус 100—1250 мкм диам., содержимое ярко-оранжевое, на видах *Pueraria* . . . . . . . . . . . . . . . . . 13. S.minutum.
10. Содержимое покоящихся спор бесцветное . . . . . . . . . 11.
— Содержимое покоящихся спор желтое, желто-красное, желто-коричневое . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 13.

11. Оболочка покоящихся спор гладкая, шиповатая, бородавчатая . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Оболочка покоящихся спор с поперечными или спиральными складками, на *Mercurialis perennis* . . . . . . . . . 12. S.mercurialis.
12. Оболочка покоящейся споры светлая, золотистая, на видах *Phegopteris*, *Telypteris* . . . . . . . . . . . 18. S.phegopteridis.
— Оболочка покоящихся спор темно-коричневая, споры шаровидные, паразит растений из сем. *Violaceae*, *Asteraceae*, *Scrophulariaceae*, *Rubiaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . 10. S.globosum.
— Оболочка покоящихся спор золотисто-коричневая, споры удлиненные, веретеновидные, паразит растений из сем. *Polygonaceae*, *Ranunculaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. S.anomalum.
— Оболочка покоящихся спор темно-коричневая с полосатой орнаментацией, споры шаровидные или яйцевидные, на *Ornithogalum umbellatum* . . . . . . . . . . . . . . . . . 14. S.niesslii.
— Оболочка покоящихся спор желто-коричневая, орнаментированная шипами или бородавками, споры шаровидные, эллипсовидные или удлиненные . . . . . . . . . . . . . . . . . 17. S.punctatum.
— Оболочка покоящихся спор светло-коричневая, складчатая или бородавчатая, споры яйцевидные, удлиненные, многоугольные, на видах *Gagea*, *Tulipa* . . . . . . . . . . . . . . . 11. S.lateum.
13. Оболочка покоящихся спор гладкая . . . . . . . . . . . 14.
— Оболочка покоящихся спор бородавчатая, на видах *Anemone* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. S.anemones.
14. Покоящиеся споры шаровидные или яйцевидные, 65—180 мкм диам., на видах *Lathyrus*, *Medicago* . . . . . . . . . . 23. S.viride.
— Покоящиеся споры эллипсовидные или яйцевидные, 75—240 мкм диам., оболочка коричневая, на видах *Potentilla* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15. S.pilificum.
— Покоящиеся споры шаровидные, яйцевидные, эллипсовидные, 50—150 мкм диам., на видах *Dryas* . . . . . . . . 5. S.cupulatum.
— Покоящиеся споры шаровидные, яйцевидные, 66—120 мкм диам., с красно-коричневой оболочкой, на видах *Potentilla* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 16. S.potentillae.
— Покоящиеся споры шаровидные или эллипсовидные с каштановой или красно-коричневой оболочкой, 50—200 мкм диам., на растениях из разных семейств. . . . . . . . . . . . . 3. S.aureum.

1. Synchytrium anemones (DC.) Wor., Bot. Zeitung, 26 : 97,1868. — *Chytridium anemones* dBy. et Wor., 1863; Pycnochytrium anemones (DC.) Schroet, 1897.

Покоящиеся споры обычно одиночные, реже до 3 в одной клетке хозяина, шаровидные, 60—170 мкм диам., оболочка гладкая или слегка бородавчатая и складчатая, эписпорий золотисто-коричневый, эндоспорий тонкий, бесцветный, содержимое бесцветное, окружены темно-коричневым слоем дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина, прорастание неизвестно.

Галлы одиночные, разбросанные или скученные, сливающиеся и образующие наплывы на поверхности ткани хозяина, в зрелости черные и твердые, кратеровидные или полушаровидные, 250—500 мкм диам. Инфицированная клетка с утолщенной до 12 мкм оболочкой, с голубовато-красным или фиолетовым содержимым.

На надземных органах видов *Anemone*.

Европ. ч., Сибирь. — Европа, Сев. Америка (США), Азия (Индия, Израиль).

2. **Synchytrium anomalum** Schroet., Hedwigia, 9 : 2, 1870.

Покоящиеся споры, одиночные или до 9 в клетке хозяина, различной формы, преимущественно удлиненные или веретеновидные, 40—120 x 120—160 мкм, редко шаровидные, оболочка 3—3.8 мкм толщ., окружены золотисто-желтым слоем дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина, прорастание не наблюдалось.

Галлы обычно одиночные, рассеянные, реже скученные, сливающиеся, наиболее обильны на нижней поверхности листьев, выступающие, полусферические, с углублением в центре 198—300 мкм диам.

На листьях, черешках и стеблях *Adoxa moschaetellina*, *Rumex acetosa*, *Isopyrum thalictroides*, *Ficaria verna*, *Polygonum viviparum*.

Европ. ч., Зап. Сибирь (Тюмен.), Дальн. Восток (Пример.) — Европа, Азия (Япония).

3. **Synchytrium aureum** Schroet., Hedwigia, 9;4, 1870. Табл. YI, 2.

Покоящиеся споры одиночные, заполняющие только часть объема клетки хозяина, шаровидные или эллипсовидные, 50—200 мкм диам., экзоспорий гладкий, толстый, каштановый или красно-коричневый, эндоспорий тонкий, бесцветный, содержимое золотисто-желтое или красноватое, окружены толстым слоем дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина, при прорастании функционируют как просорусы. Сорусы шаровидные, 100—290 мкм диам. Спорангии, до 200 в одном сорусе, многоугольные или округлые, 17—35 мкм диам. Зооспоры яйцевидные или удлиненные, 3—3.2 x 4—4.8 мкм, с оранжево-красной блестящей глобулой.

Галлы одиночные, рассеянные или скученные, сливающиеся, золотисто-желтые, сильно выступающие, полушаровидные с вдавленной вершиной различных размеров.

На надземных органах более 100 видов растений из разных семейств, наиболее часто на *Lysimachia vulgaris*, *L. nummularia*, *Aegopodium podagraria*, *Glechoma hederacea*, *Potentilla fragarioides*, *Geum rivale*, *Lathyrus pisiformis*, *Valeriana capitata*, *Ulmus carpinifolia*, *Populus alba*.

Широко распространенный вид, известен на всех континентах, в России встречается повсеместно.

3. **Synchytrium chrysosplenii** Sorokin, Труды общ. естествоиспыт., СПб., 2 : 26, 1872.

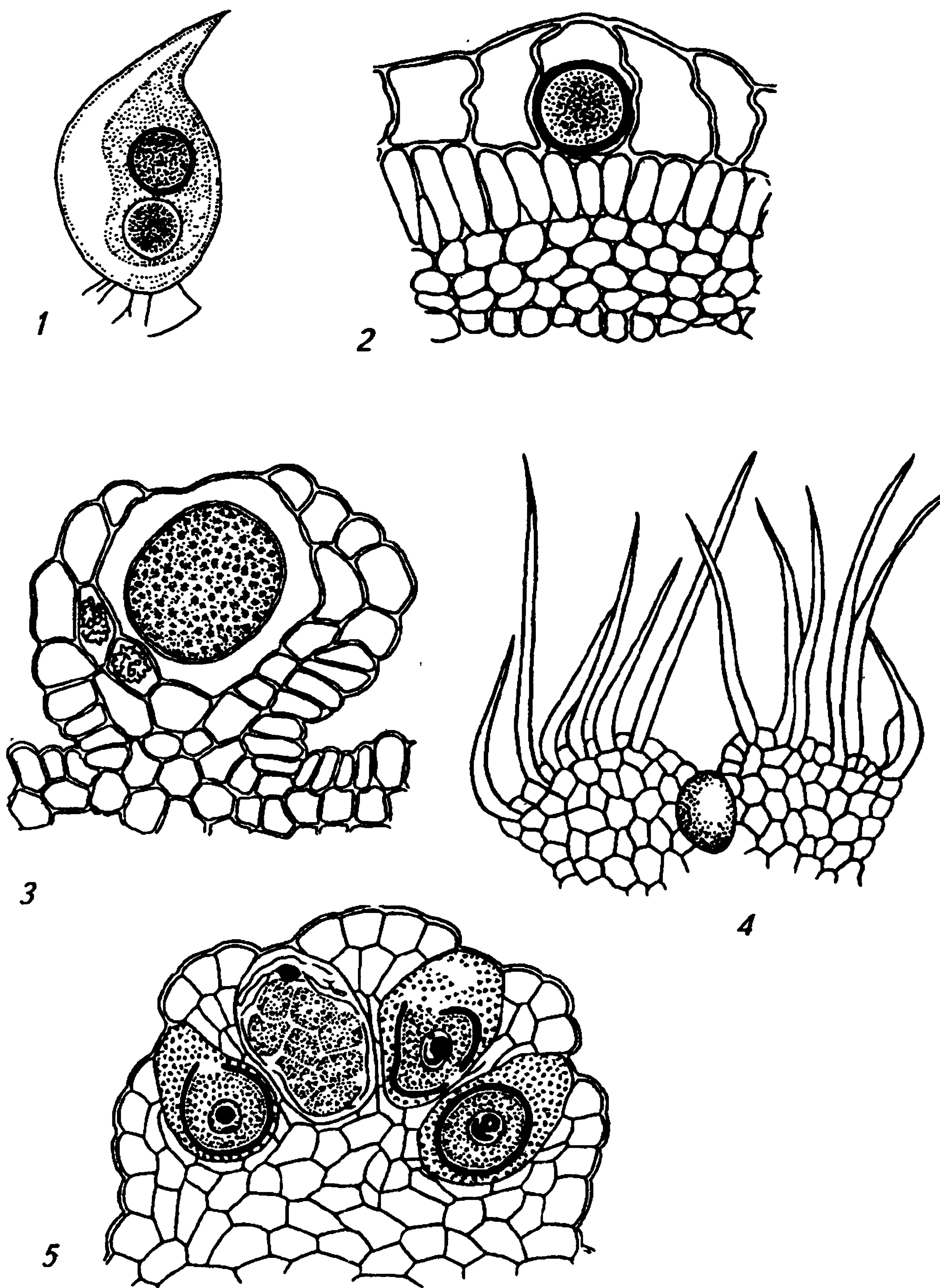



**Таблица VI**

Типы галлов, вызываемых грибами рода *Synchytrium*: *1* — *S. myosotidis* (по: Karling, 1964): простой одноклеточный галл; *2* — *S. aureum* (по: Rytz, 1907): сложный многоклеточный галл; *3* — *S. mercurialis* (по: Woronin, 1868): сложный многоклеточный галл; *4* — *S. pilificum* (по: Kuster, 1911): сложный многоклеточный галл с вдавленной вершиной; *5* — *S. chamaedryoides* (по: Karling, 1964): сливающиеся галлы.

Сорусы одиночные или по 2 в клетке хозяина, иногда заполняют всю клетку, шаровидные, 78—112 мкм диам., яйцевидные, 80—90 х 100—122 мкм, оболочка 1.5—2 мкм толщ. Спорангии и зооспоры не известны.

Покоящиеся споры одиночные, частично заполняющие клетку хозяина, обычно многоугольные или почти кубические, иногда яйцевидные, 98 мкм диам., с толстым, гладким, светло-коричневым экзоспорием и темным, плотным содержимым, в котором просматриваются многочисленные глобулы. Прорастание не наблюдалось.

Спорангиальные галлы обычно одиночные, реже скученные, выступающие по обеим сторонаи листа, основание галла погружено в ткань хозяина, выступающая часть куполообразная или кратеровидная, 200—360 мкм высотой, 280—400 мкм шириной. Галлы с покоящимися спорами меньше по размерам.

На листьях *Chrysosplenium alternifolium*, *Ch. americanum*.

Европ. ч. (Лен., Курск., Калужск., Татарстан) — Украина. — Европа (Швейцария), Сев. Америка (США).

(5). **Synchytrium cupulatum** Thomas, Botan. Centr., 29 : 22, 1887.

Покоящиеся споры обычно одиночные, иногда до 3 в клетке хозяина, обычно лежат в базальной части инфицированной клетки и заполняют ее не полностью, шаровидные, 50—150 мкм диам., яйцевидные, 48—60 х 75—120 мкм, с гладкой коричневой оболочой, 3—4 мкм толщ., и золотисто-красным содержимым, окружены слоем красно-коричневой дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина, при прорастании функционируют как просорусы. Сорусы 120—140 мкм диам. Спорангии, по 30 в одном сорусе, многоугольные, 30—36 мкм диам. Зооспоры не известны.

Галлы одиночные или скученные, образующие наросты, золотисто-красные, коричневато-красные или коричневые, почти шаровидные, 110 мкм диам., грушевидные, 150—240 мкм высотой, 180—250 мкм диам., в зрелом состоянии чашевидные.

На надземных органах *Dryas octopetala*, *D. integrifolia*.

Европа (Австрия, Швейцария, Норвегия, Финляндия), Сев. Америка (Канада).

Наряду с *S. potentilla* этот вид относится к альпийским, встречающимся в высоких широтах.

6. **Synchytrium decipiens** Farlow, Botan. Gas., 10 : 240, 1885. — *Uredo peckii* Thuemen, 1879; *Synchytrium peckii* (Thumen) Pound, 1894; *Woroninella aecidioides* (Peck) Syd., 1914.

Сорусы обычно одиночные, шаровидные, 120—200 мкм диам., желтые или оранжевые. Спорангии многочисленные, часто более 500 в сорусе, после разрушения соруса массой выходят наружу, преимущественно многоугольные, 12—18 мкм в наибольшем диаметре, с тонкими бесцветными оболочками и желтым или оранжевым содержимым. Зооспоры яйцевидные или шаровидные.

Галлы одиночные или скученные, ярко-желтые, куполообразные, 108—175 мкм высотой, 130—300 мкм шириной, обычно выступающие и на противоположной поверхности листа.

На надземных частях видов *Falcata*.

Дальн. Восток (Амур.) — Азия (Китай, Япония, Индия, Филиппины), Сев.Америка (США).

(7). **Synchytrium dolichi** (Cooke) Gaum., Ann. Mycol., 25 : 167—177. — *Woroninella dolichi* (Cooke) Syd., 1914.

Сорусы одиночные, яйцевидные, 80—150 х 115—300 мкм, шаровидные, 90—700 мкм диам. или эллипсовидные. Спорангии, по 100—600 в каждом сорусе, многогранные или шаровидные, 17—30 мкм диам., с гладкой бесцветной оболочкой и оранжевым или оранжево-красным содержимым.

Галлы одиночные или скученные, ярко-желтые, куполообразные, 100—170 мкм высотой, 130—300 мкм шириной.

На листьях и стеблях *Glycine javanica*, *Vigna lutea*.

Азия (Китай, Филиппины), Африка, Южн. Америка, Австралия.

8. **Synchytrium endobioticum** (Schilb.) Perc., Centr. Bakteriol. Parasitenk. Abt., 25 : 445, 1910. — *Chrysophlyctis endobioticum* Schilb., 1896; *Synchytrium solani Massee*. Табл. YII.

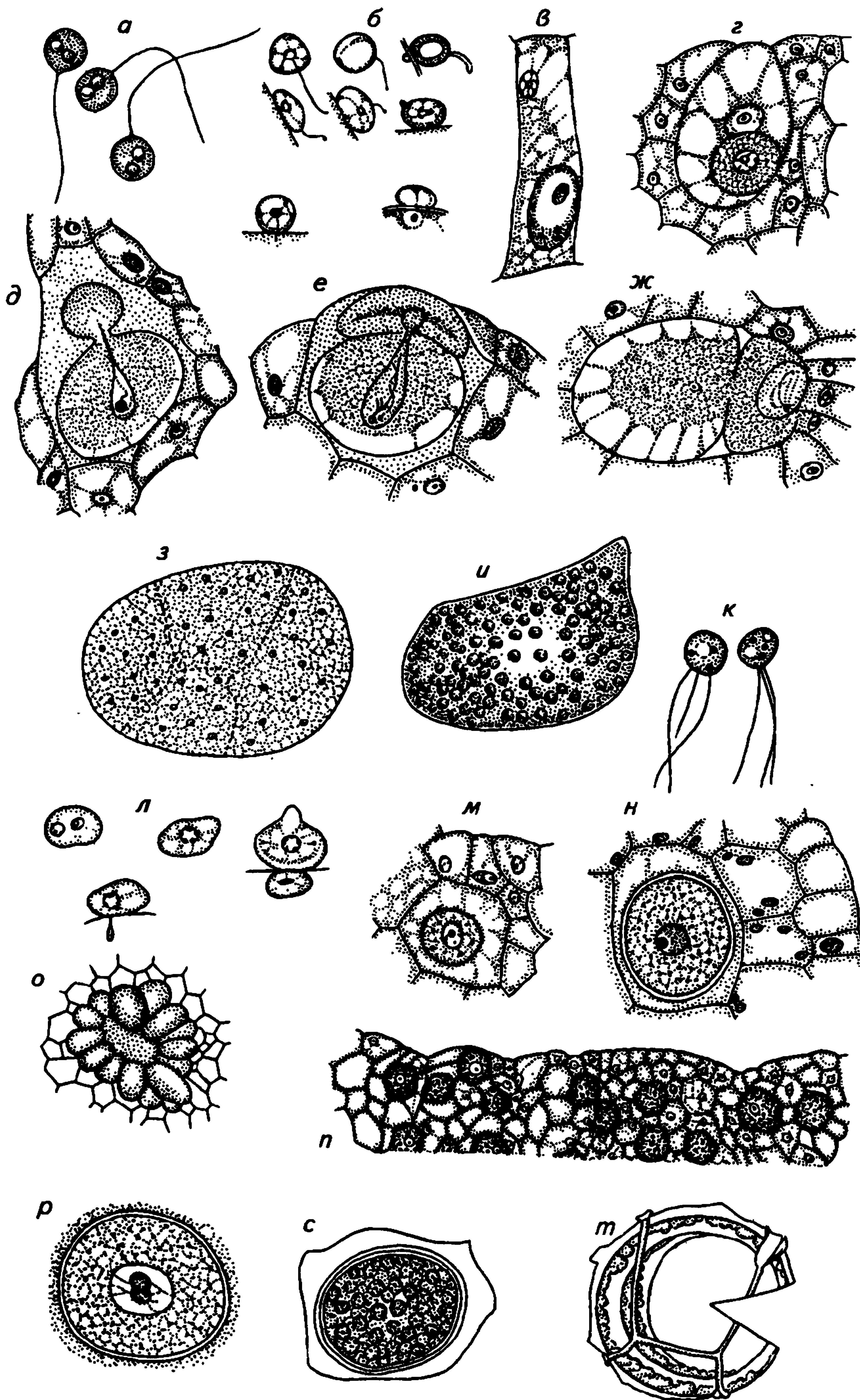
Просорусы одиночные или до 4 в клетке хозяина, шаровидные или яйцевидные, 40—60 мкм диам., наружная оболочка толстая, светло-коричневая, внутренняя — тонкая бесцветная, содержимое бесцветное, расположены в базальной части клетки хозяина. Сорусы шаровидные, 50—100 мкм диам. Спорангии или гаметангии, до 9 в сорусе, многоугольные, яйцевидные или шаровидные, 25—90 мкм диам. Зооспоры или факультативные гаметы яйцевидные или грушевидные, 1.5—2.2 мкм диам., с крупной бесцветной глобулой.

Покоящиеся споры шаровидные, яйцевидные, удлиненные, иногда угловатые, почти полностью заполняющие клетку хозяина, 40—70 мкм диам., с тонким бесцветным эндоспорием, гладким золотисто-коричневым мезоспорием, 1.8—2.5 мкм толщиной, и наружным складчатым экзоспорием, который формируется из остатков клетки хозяина, при прорастании функционируют как просорусы.

Спорангиальные галлы разнообразны по форме, которая зависит от их расположения на органах растения и восприимчивости хозяина, сидячие или на ножке, розетковидные, спиралевидные, иногда с включенными в них элементами сосудов. Галлы с покоящимися спорами обычно скученные сливающиеся, образующие опухоли различных размеров.

На надземных и подземных органах представителей семейства *Solanaceae*.

Вид является возбудителем рака картофеля и имеет очаговое распространение в некоторых районах Европейской части России. Наибольший ущерб он приносит в Европе, где развитию паразита благоприятствует влажный и прохладный климат. В США и Канаде распространение болезни остановлено с введением устойчивых сортов. Споры паразита могут сохраняться в почве в живом состоянии более 20 лет.


а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м
н
о
п
р
с
т

(9). **Synchytrium fulgens** Schroet., Hedwigia, 12 : 141, 1873; *S. oenotherae* dBy., 1884; *S. brownii* Karling, 1954.

Просорусы обычно одиночные, иногда 2—3 в клетке хозяина, часто занимающие всю клетку, яйцевидные, 65—108 x 79—138 мкм, или почти шаровидные, 60—132 мкм диам., с бесцветной оболочкой, 2.8—3.6 мкм толщ. Сорусы образуются на просорусах, яйцевидные, 72 —84 x 280—140 мкм диам., или почти шаровидные, 67—106 мкм диам., с бесцветной или желтоватой оболочкой, 2.4—3 мкм толщ., и оранжевым или желтым содержимым. Спорангии, обычно 50—150 на сорус, многоугольные, 21—78 мкм в диам., с тонкой бесцветной оболочкой и оранжевым содержимым, при созревании освобождаются из соруса и лежат на вершине галла. Зооспоры или гаметы, 150—300 в спорангии, удлиненные, яйцевидные или почти шаровидные, 3.8—4.2 мкм диам., с желто-оранжевой глобулой и бичевидным жгутиком, 12—14 мкм длиной.

Покоящиеся споры обычно одиночные, иногда 2—4 в клетке хозяина, шаровидные или яйцевидные, 30—50 x 60—90 мкм диам., с гладкой желтовато-коричневой оболочкой, 3.6—4.2 мкм толщ., окружены компактным слоем красно-коричневой дегенерировавшей цитоплазмы хозяина, при прорастании функционируют как просорусы.

Галлы погруженные в ткань хозяина, одиночные или скученные, спорангиальные галлы желто-оранжевые, 110—120 мкм высотой и 200—300 мкм шириной. Галлы с покоящимися спорами красные или красно-коричневые, 80—90 мкм высотой, 100—130 мкм шириной.

На надземных органах видов *Oenothera*, *Epilobium*.

Европа (Германия, Чехословакия, Венгрия, Швейцария), Азия (Япония), Южн. Америка (Эквадор), Сев. Америка (США).

10. **Synchytrium globosum** Schroet., Hedwigia, 9 : 3, 1870; *Pycnochytrium globosum* Schroet., 1897.

Покоящиеся споры обычно одиночные, 100—170 мкм диам., или 2—3 в клетке хозяина и тогда более мелкие, 60—70 мкм диам., с толстым гладким коричневым экзоспорием и тонким бесцветным эндоспорием и бесцветным содержимым, окружены красновато-коричневым слоем дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина, при прорастании функционируют как просорусы, сорусы содержат по 150—200 спорангиев. Спорангии вначале многоугольные, связанные остатками цитоплазмы соруса, затем отделяются друг от друга и округляются, 14—20 мкм диам., с

---

**Таблица VII**

*Synchytrium endobioticum* (по: Curtis, 1921): *а* — свободноплавающие зооспоры; *б* — зооспоры, инфицирующие хозяина; *в* — начальная стадия развития паразита в клетке хозяина, миграция его в направлении ядра хозяина; *г* — просорус рядом с ядром в вакуолизированной клетке хозяина; *д*, *е*, *ж* — стадии образования соруса; *з* — дробление соруса на многоядерные спорангии или гаметангии; *и* — спорангий или гаметангий с зооспорами или гаметами; *к* — слияние гамет, двужгутиковые и трехжгутиковые зиготы; *л* — инфицирование клетки хозяина зиготами; *м*, *н* — стадии развития зиготы в покоящуюся спору внутри клетки хозяина; *о* — розетковидный спорангиальный галл (*вид сверху*); *п* — фрагмент эпидермальной опухоли хозяина с покоящимися спорами паразита; *р*, *с*, *т* — стадии прорастания покоящейся споры.

довольно толстой гиалиновой оболочкой. Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 3—4 мкм диам. с крупной жировой глобулой.

Галлы одиночные или сливающиеся в круглые бугорки, куполообразные, 250—300 мкм диам., с углублением на вершине.

На листьях и черешках видов *Viola*, *Veronica*, *Potentilla reptans*, *Lathyrus pisiformis*, *Campanula rotundifolia*, *Lallemantia iberica*, *Achillea millefolium*, *Myosotis palustris*, *Cirsium oleraceum*, *Sonchus asper*, *Gallium molugo*.

Европ. ч., Зап. Сибирь (Алт., Том.), Дальн. Восток (Примор.). — Европа, Сев. Америка (США).

11. **Synchytrium lateum** Schroet., Hedwigia, 9 : 3, 1870; *Pycnochytrium lateum* Schroet., 1897.

Покоящиеся споры одиночные или до 5 в клетке хозяина, частично заполняющие клетку хозяина, яйцевидные или удлиненные, 50—110 х 150—200 мкм, если одиночные, и многоугольные и более мелкие, 30—80 мкм диам., если их несколько, экзоспорий светло- или каштаново-коричневый, слегка складчатый или бородавчатый, эндоспорий тонкий бесцветный, обычно окружены светло-коричневым слоем отмершей цитоплазмы клетки хозяина.

Прорастание не наблюдалось.

Галлы слабо-выступающие, золотисто желтые, состоящие из одной сильно увеличенной эпидермальной клетки, галлы на листьях удлиненные или веретеновидные, 70—140 х 240—660 мкм.

На листьях, цветоножках и цветках видов *Gagea*, *Tulipa*.

Европ. ч. (Лен.) — Украина. — Зап. Европа, Азия (Япония).

12. **Synchytrium mercurialis** (Sibert) Fckl., Hedwigia, 5 : 29, 1866. — *Sphaeronema mercurialis* Sibert 1830; *Pycnochytrium mercurialis* (Sibert) Schroet, 1897. Табл. YI, 3.

Покоящиеся споры обычно одиночные, реже 2—4 в клетке хозяина, шаровидные, яйцевидные или эллипсовидные, 70—110 х 100—170 мкм диам., отдельные экземпляры только 60 мкм диам. или достигают 270 мкм в длину, экзоспорий золотисто-коричневый, толстый, гладкий или зернистый, с поперечными или спиральными складками, эндоспорий бесцветный, утолщенный, содержимое бесцветное, при прорастании содержимое выходит наружу через пору в экзоспории и образует округлый сорус, содержащий 80—120 многоугольных спорангиев, 17—30 мкм диам., освобождающихся из соруса через небольшую папиллу. Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 3—6 мкм диам. с бесцветной глобулой.

Галлы одиночные или сливающиеся в корку, обычно сильно выступающие, полушаровидные, обычно суженные в основании, 250—500 мкм диам., с углублением на вершине. На листьях и стеблях *Mercurialis perennis*.

Европ. ч. (Лен., Моск., Перм., Тамб.) — Беларусь, Украина. — Европа.

13. **Synchytrium minutum** (Pat.) Gaum., Ann. Mycol.,25 : 172, 1927. — *Caeoma minutum* Pat., 1890; *Uredo minuta* (Pat.) Sacc., 1891; *Woroninella minuta* Syd., 1924; *Miyabella puerariae* (P.Henn.) Ito et Homma, 1926.

Сорусы шаровидные с оттянутой клювообразной вершиной, 100—1250 мкм диам., с тонкой бесцветной оболочкой. Спорангии, до нескольких тысяч в крупном сорусе, шаровидные или многоугольные, 20—35 мкм диам., с гладкими бесцветными оболочками и ярко-оранжевым содержимым. Зооспоры яйцевидные, 6—10 мкм в диам., с многочисленными оранжевыми глобулами и жгутиком, 9—13 мкм длиной.

Галлы одиночные или скученные, выступающие или погруженные в ткань листа, иногда выступающие с обеих поверхностей листа, 240—380 мкм высотой, 275—470 мкм шириной, галлы на стеблях до 1400—1240 мкм диам.

На листьях и стеблях видов *Pueraria.*

Дальн. Восток (Примор.) — Азия (Индия, Китай, Япония, Филиппины).

Вид сходен с *S. decipiens*, но отличается от него более крупными сорусами, спорангиями и зооспорами.

(14). **Synchytrium niesslii** Bubak Osterr. Botan. Zeit., 48 : 242, 1898.

Покоящиеся споры одиночные, частично заполняющие клетку хозяина, или от 2 до 20 в одной клетке, и тогда расположенные двумя слоями, чаще всего шаровидные, реже яйцевидные, 50—160 мкм диам., экзоспорий, 4—5 мкм толщ., коричневый, с полосатой орнаментацией, эндоспорий гладкий бесцветный, 2—3 мкм толщ., содержимое бесцветное.

Галлы обычно скученные, кубковидные, 200—300 мкм высотой и 280—360 мкм диам. в верхней части, веретеновидные при взгляде сверху, 310—360 мкм длиной и до 130 мкм в наибольшем диаметре.

На надземных органах *Ornitogalum umbellatum.*

Европа (Чехословакия).

(15). **Synchytrium pilificum** Thomas, Ber. deut. bot. Ges., 1 : 494, 1883; *Pycnochytrium pilificum* (Thomas) Schroet., 1897. Табл. YI, 4.

Покоящиеся споры обычно одиночные, почти шаровидные, 75—240 мкм диам., яйцевидные, 80—130 x 125—210 мкм диам., экзоспорий гладкий, коричневый, 3.8—4.6 мкм толщ., эндоспорий бесцветный, содержимое светло-желтое, окружены слоем красно-коричневой дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина, при прорастании функционируют как просорусы. Сорусы шаровидные, 70—250 мкм диам., яйцевидные, 90—230 x 140—264 мкм диам. или несколько уплощенные с нижней поверхности, содержат до 500 мелких многоугольных спорангиев. Спорангии, 17—25 мкм в наибольшем диам., отдельные до 70 мкм диам. Зооспоры удлиненные, 2—2.5 x 4—4.2 мкм, с оттянутым передним концом и жгутиком 10—12 мкм длиной.

Галлы одиночные или скученные, чашевидные, несущие 20—160 заостренных волосков, 60—900 мкм длиной и 12—24 мкм в диам. в основа-

нии, чашевидная часть галла 180—210 мкм высотой и 213—338 мкм шириной.

На надземных органах *Potentilla tormentilla*, *P. silvestris*.

Европа (Германия, Чехословакия, Польша).

16. Synchytrium potentillae (Schroet.) Lagerh., Hedwigia, 28 : 109, 1889.

Покоящиеся споры одиночные или до 3 в клетке хозяина, обычно расположены в базальной части галла, шаровидные, 66—120 мкм диам., или яйцевидные, 55—66 x 69 x 90 мкм диам., экзоспорий гладкий, красно-коричневый, 3.5—4.2 мкм толщ., содержимое бесцветное, зернистое, окружены слоем дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина.

Галлы обычно скученные, реже разбросанные, ярко- или темно-красные, грушевидные или булавовидные, 100—260 мкм высотой, 108—350 мкм в наибольшем диам., при созревании приобретают чашевидную форму за счет инвагинации апикальной части, боковые части галла также часто вдавливаются, так что он становится многоугольным.

На листьях, черешках и стеблях *Rubus arcticus* и видов *Potentilla*.

Европ. ч., Зап. Сибирь (Том.) — Европа, Сев. Америка (США), Азия (Япония).

17. Synchytrium punctatum Schroet., Beitr. Biol. Pflanz., 1 : 33, 1870.

Покоящиеся споры обычно одиночные или до 8—10 в клетке хозяина, шаровидные, 50—70 мкм диам., эллипсовидные, 25—100 x 25—150 мкм диам., или удлиненные, 36—60 x 62—140 мкм , экзоспорий желтовато-коричневый, 3—5 мкм толщиной, орнаментирован мелкими шипами или бородавками, содержимое бесцветное, гранулярное.

Галлы слегка выступающие, золотистые, состоящие из одной сильно увеличенной яйцевидной или веретеновидной, эпидермальной клетки, 80—130 x 130—400 мкм диам.

На листьях *Gagea pratensis*.

Европ. ч. ( Моск., Рост). — Украина. — Европа (Германия, Австрия).

18. Synchytrium phegopteridis Juel., Botan. Notizer., № 5 : 246, 1893.

Покоящиеся споры одиночные, иногда по 2 в клетке хозяина, расположены в базальной части инфицированной клетки, шаровидные или яйцевидные, 80—95 x 130—155 мкм диам., экзоспорий гладкий, бледно-золотистый, эндоспорий тонкий бесцветный, содержимое бесцветное зернистое, окружены тонким слоем дегенерировавшей цитоплазмы клетки хозяина.

Галлы обычно одиночные разбросанные, реже скученные сливающиеся, сильно выступающие, несколько суженные в основании, 180—240 мкм высотой и 260—290 мкм в наибольшем диаметре, в зрелом состоянии приобретают чашевидную форму за счет вдавливания апикальной части галла.

На ваях *Phegopteris connectilis*, *Thelypteris palustris*.

Европ. ч. (Лен.), Зап. Сибирь (Том.). — Европа (Швеция, Норвегия).

19. **Synchytrium spirogyrae** (Skwortzow) Karling, Mycologia, 45 : 278; *Micromyces spirogyrae* Skwortzow, 1925.

Просорусы овальные или шаровидные, бесцветные, с многочисленными тонкими, радиально ориентированными шипами, 3.5—3.8 мкм длиной. Сорусы, спорангии и зооспоры не известны.

Покоящиеся споры шаровидные, 8—13 мкм диам., или овальные, 18—23 x 23—26 мкм, с толстой коричневой шиповатой оболочкой, прорастание не наблюдалось.

Паразит в вегетативных клетках и зигоспорах зеленых водорослей *Spyrogyra inflata* и *Spirogyra* sp.

Европ. ч. (Лен.) — Латвия. — Азия (Китай).

20. **Synchytrium stellariae** Fckl., Symb. Mycol. Beitr. Kennt. Rhein. Pilze, p.74; 1869; *S.stellariae f.mediae* Thuemen, 1879; *Pycnochytrium stellariae* (Fckl.) Schroet.; *S. chiltoni* Cook, 1945.

Просорусы обычно одиночные, реже 2—3 в клетке хозяина, яйцевидные или шаровидные, 55—150 мкм диам., со светло-коричневой оболочкой, 2.5—3.6 мкм толщ. Сорусы обычно одиночные, яйцевидные, 48—72 x 60—120 мкм, или шаровидные, 40—150 мкм диам., с оранжевым или золотисто-красным содержимым и бесцветной оболочкой, 1.8—2.5 мкм толщ. Спорангии 3—38 в сорусе, различной формы и размеров, преимущественно многоугольные, 22—80 мкм диам., с желтоватым или оранжевым содержимым и тонкими бесцветными оболочками. Зооспоры яйцевидные, 4—6 мкм диам., с оранжевой глобулой и жгутиком 12—14 мкм длиной.

Покоящиеся споры обычно одиночные, иногда до 5 в одной клетке хозяина, яйцевидные или шаровидные, 52—160 мкм диам., с крупнозернистым, лимонно-желтым содержимым, тонким бесцветным эндоспорием и толстым, гладким, красно-коричневым экзоспорием, окружены тонким слоем цитоплазмы клетки хозяина, при прорастании функционируют как просорусы.

Галлы одиночные или скученные, обычно погруженные в ткань хозяина, но одиночные галлы могут быть сильно выступающими. Спорангиальные галлы оранжевые, 240—260 мкм высотой, 350—400 мкм диам., галлы покоящихся спор красновато-коричневые, 220—240 мкм высотой, 280—310 мкм диам.

На надземных органах *Stellaria media*, *S.nemorum*, *Cerastium vulgatum*.

Европ. ч. (Смол.). — Европа (Дания, Швеция, Германия, Австрия, Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (США), Южн. Америка (Аргентина).

У пораженных растений листья, стебли и лепестки увеличиваются в размерах, а междоузлия укорачиваются, так что растение делается более приземистым и густоветвящимся. Цитологически реакция растения-хозяина выражается в увеличении инфицированных клеток и утолщении и лигнификации оболочек окружающих клеток.

21. **Synchytrium succisae** dBy. et Wor., Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg., 3 : 47, 1863; *S. taraxaci var.succisae* Cuboni et Macini, 1886; *Pycnochytrium succisae* (dBy. et Wor.) Schroet.,1897.

Просорусы расположены в нижней части клетки хозяина, шаровидные, 60—130 мкм диам., с тонким бесцветным эндоспорием и более толстым экзоспорием. Сорусы одиночные, шаровидные, 100—170 мкм диам., слегка уплощенные, с тонкой бесцветной оболочкой и оранжево-красным содержимым. Спорангии, по 100—150 в сорусе, различные по форме и размерам, многоугольные, неправильные, грушевидные, 25 мкм в наибольшем диам., с толстой бесцветной оболочкой, тонко-гранулярным, оранжево-красным содержимым, раскрываются путем растворения одной или нескольких папилл. Зооспоры начинают двигаться внутри спорангия и выходят уже полностью сформированными, двух видов: яйцевидные, 2—3 мкм диам., и удлиненные, 2 x 4.5 мкм, с одной крупной оранжевой глобулой.

Покоящиеся споры одиночные, если расположены в простых (одноклеточных) галлах, или в группах по 120 в каждой, если расположены в сложных многоклеточных галлах, часто формируются в удлиненных клетках базальной части обкладки галла, шаровидные или эллипсовидные, 50—80 мкм диам., с коричневой оболочкой, 4—6 мкм толщ., и тонко-гранулярным содержимым с многочисленными красными глобулами. Прорастание не наблюдалось.

Галлы одиночные или скученные, часто сложные и очень крупные, оранжевые или темно-красные, сильно выступающие, куполообразные с вдавленной вершиной, 220—380 мкм высотой, 350—420 мкм шириной.

На надземных органах *Succisa pratensis*.

Европ. ч. (Лен., Смол.) — Эстония, Грузия. — Европа, Австралия.

22. Synchytrium taraxaci dBy. et Wor., Ber. Naturforsch. Ges. Freiburg, 3 : 22, 1863.

Сорусы обычно одиночные, иногда до 4 в клетке хозяина, шаровидные, 114—170 мкм диам., яйцевидные, 37—156 x 210—250 мкм диам., удлиненные, 96—120 x 168—190 мкм, с тонкой бесцветной оболочкой. Спорангии, обычно по 20—50 в сорусе, реже — 2—4, сильно варьируют по форме и размерам, преимущественно многоугольные, 45—80 мкм в наибольшем диаметре, с бесцветной оболочкой, утолщенной по углам, и тонкогранулярным оранжево-красным содержимым. Зооспоры яйцевидные, 2.8—3.2 x 3—4 мкм, шаровидные, 3.5—4 мкм диам., с одной или двумя оранжево-красными глобулами.

Покоящиеся споры обычно одиночные, частично заполняющие клетку хозяина, яйцевидные или шаровидные, 50—80 мкм диам., эндоспорий тонкий бесцветный, экзоспорий утолщенный, коричневый, содержимое золотисто-оранжевое, при прорастании функционируют как спорангии.

Галлы рассеянные или скученные, погруженные в ткань хозяина, золотистые, оранжевые или кроваво-красные, куполообразные или грушевидные с расширенной и уплощенной вершиной. Галлы, содержащие спорангии, 150—360 мкм диам. в основании и 220—410 мкм высотой. Галлы с покоящимися спорами 144—170 мкм диам. в основании и 80—160 мкм высотой.

На листьях, черешках и цветоножках видов *Taraxacum*, *Crepis*, *Hieracium*.

Европ. ч. (Лен.) — Украина, Грузия, Киргизия, Казахстан — Европа, Сев. Америка (США), Южн. Америка (Аргентина).

(23). **Synchytrium viride** Schneider, Scheda zu Herb. schlesicher Pilze. Fasc. 1—16 : 205.

Покоящиеся споры обычно одиночные, частично заполняющие клетку хозяина, шаровидные, 65—180 мкм диам., яйцевидные, 78—120 x 130—148 мкм, с гладким, светло-коричневым экзоспорием, 3.5 —5.5 мкм толщ., и бесцветным содержимым. Свободная часть клетки хозяина заполнена плотным веществом зеленого цвета. Прорастание спор не наблюдалось.

Галлы обычно скученные, сливающиеся, образующие наросты, куполообразные, 290—350 мкм шириной и 200—280 мкм высотой.

На листьях и стеблях *Lathyrus niger*, *L. vernus*, *Medicago lupulina*.

Грузия. — Европа (Германия).

24. **Synchytrium zygogonii** (Dang.) Karling, Mycologia, 45 : 278, 1953. — *Micromyces zygogonii* Dang., 1889.

Просорусы многочисленные или одиночные, шаровидные или овальные, 10—17 мкм диам., обычно с 14—18 остроконечными шипами, 3.5—6 мкм длиной. Сорусы бесцветные, тонкостенные, гладкие, шаровидные или овальные, иногда удлиненные или неправильные, 13—18 мкм диам., разделяющиеся на 4, 6 или 8 спорангиев. Спорангии многоугольные, пирамидальные, 7—9 мкм диам., обычно с закругленным основанием и усеченной вершиной. Зооспоры шаровидные или овальные, 2 мкм диам., с одной липидной глобулой.

Покоящиеся споры овальные или шаровидные, 11—15 мкм диам., с толстой шиповатой коричневой оболочкой, при прорастании функционируют как просорусы.

Паразит водорослей из родов *Zygogonium,*, *Spirogyra, Mesocarpus*, Mougeotia.

Европ. ч. (Лен.), Аркт. (Полярный Урал) — Европа (Германия, Швейцария, Бельгия, Великобритания).

Этот вид вызывает значительную локальную гипертрофию клеток хозяина. В месте расположения паразита диаметр клетки водоросли может в 2 раза превышать нормальный. Наблюдается так же утолщение перегородок между клетками хозяина.

## *УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ РОДА SYNCHYTRIUM ПО СЕМЕЙСТВАМ И ВИДАМ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ.*

Adoxaceae

Adoxa moschatellina S.anomalum

Apiaceae (Umbelliferae)

Aegopodium podagrariae
Angelica silvestris

| | |
|---|---|
| Anthriscuc silvestris | |
| Carum carvi | S.aureum |
| Daucus carota | |
| Coriander sativum | |
| Hydrocotile vulgaris | |
| Pimpinella saxifraga | |
| **Asteraceae** | |
| Achillea millefolium | S.globosum |
| Bellis perennis | S.aureum |
| Bidens tripartita | S.aureum |
| Centaurea jucea | S.aureum |
| Cirsium heterophyllum | S.aureum |
| C.oleraceum | S.globosum |
| C.palustre | S.taraxaci |
| Crepis biennis | S.taraxaci |
| C.virens | S.taraxaci |
| Hieracium pilosella | S.taraxaci |
| Homogyne alpina | S.aureum |
| Leontodon hispidus | S.aureum |
| Petasites frigidus | S.aureum |
| Rudbeckia laciniata | S.aureum |
| Sonchus asper | S.globosum |
| Senecio vulgaris | S.aureum, S.globosum |
| Taraxacum ceratophorum | S.taraxaci |
| T.steveni | S.taraxaci |
| T.erythrospermum | S.taraxaci |
| T.officinale | S.taraxaci |
| Tussilago farfara | S.aureum |
| **Boraginaceae** | |
| Borago officinalis | S.myosotidis |
| Buglossoides arvensis | S.myosotidis |
| Cynoglossum officinale | S.myosotidis |
| Lappula sp. | S.myosotidis |
| Lithospermum sp. | S.myosotidis |
| Myosotis palustris | S.aureum, S.globosum |
| **Brassicaceae** | |
| Cardamine amara | S.aureum |
| C.bulbosa | S.aureum |
| C.pratensis | S.aureum |
| **Campanulaceae** | |
| Campanula patula | S.aureum |
| C.rotundifolia | S.aureum, S.globosum |

Caryophyllaceae

| | |
|---|---|
| Cerastium trivale | S.aureum |
| C.vulgatum | S.aureum |
| Stellaria meddia | S.stellariae |
| S.nemorum | S.stellariae |

Dipsacaceae

| | |
|---|---|
| Succisa pratensis | S.succisae |

Euphorbiaceae

| | |
|---|---|
| Mercurialis perennis | S.mercurialis |

Fabaceae

| | |
|---|---|
| Anthyllus vulneraria | S.aureum |
| Falcata japonica | S.decipiens |
| Glycine javanica | S.dolichi |
| Lathyrus pisiformis | S.aureum, S.globosum |
| L.niger | S.viride |
| L.vernus | S.viride |
| Medicago lupulina | S.aureum, S.viride |
| Pueraria lobata | S.minutum |
| Trifolium pratense | S.aureum |
| T.repens | S.aureum |
| T.subterraneum | S.aureum |
| Vigna lutea | S.dolichi |

Gentianaceae

| | |
|---|---|
| Gentiana axilliflora | S.aureum |
| G.pseudoaquatica | S.aureum |

Lamiaceae

| | |
|---|---|
| Ajuga reptans | S.aureum |
| Glechoma hederaceae | S.aureum |
| Lamium album | S.aureum |
| Lycopus uniflorus | S.aureum |
| Mentha aquatica | S.aureum |
| Prunella grandiflora | S.aureum |
| P.vulgaris | S.aureum |
| Salvia pratensis | S.aureum |
| Lallemantia iberica | S.globosum |

Liliaceae

| | |
|---|---|
| Clintonia borealis | S.aureum |
| Gagea arvensis | S.lateum |
| G.fascicularis | S.lateum |
| G.lutea | S.lateum |

| | |
|---|---|
| G.pratensi | S.lateum, S.punctatum |
| G.spathaceae | S.lateum |
| G.pusilla | S.myosotidis |
| Ornithogalum umbellatum | S.niesslii |
| Tulipa silvestris | S.lateum |
| **Onagraceae** | |
| Epilobium adenocaulon | S.fulgens |
| E.montanum | S.aureum |
| E.palustre | S.aureum |
| E.roseum | S.aureum |
| Oenothera biennis | S.fulgens |
| **Plantaginaceae** | |
| Plantago lanceolata | S.aureum |
| P.neumannii | S.aureum |
| **Polygonaceae** | |
| Polygonum viviparum | S.anomalum, S.aureum |
| P.dumetorum | S.aureum |
| P.lapathifolium | S.aureum |
| P.polyspermum | S.aureum |
| Rumex acetosa | S.anomalum |
| **Primulaceae** | |
| Lysimachia vulgaris | S.aureum |
| L.nummularia | S.aureum |
| L.nemorum | S.aureum |
| **Ranunculaceae** | |
| Anemone silvestris | S.anemones |
| A.nemorosa | S.anemones |
| A.ranunculoides | S.anemones |
| A.caerulea | S.anemones |
| Caltha palustris | S.aureum |
| Isopyrum thalictroides | S.anomalum |
| Ficaria verna | S.anomalum |
| **Rosaceae** | |
| Dryas octopetala | S.cupulatum |
| D.integrifolia | S.cupulatum |
| Geum rivale | S.aureum |
| G.album | S.aureum |
| G.urbanum | S.aureum |
| Filipendula ulmaria | S.aureum |
| Potentilla simplex | S.pilificum |
| P.erecta | S.pilificum, S.aureum |

| | |
|---|---|
| P.sylvestris | S.pilificum, S.aureum |
| P.tormentilla | S.pilificum |
| P.reptans | S.aureum, S.globosum |
| P.chrysantha | S.potentilla |
| P.argentea | S.potentilla |
| P.fragarioides | S.aureum |
| Prunus spinosa | S.aureum |
| Rubus arcticus | S.cupulatum |
| R.caesius | S.aureum |
| Sanquisorba magnifica | S.aureum |
| S.officinalis | S.aureum |
| Spiraea ulmifolia | S.aureum |
| Rubiaceae | |
| Galium boreale | S.aureum |
| G.hercynicum | S.aureum |
| G.mollugo | S.globosum |
| G.palustre | S.aureum |
| Salicaceae | |
| Populus alba | S.aureum |
| Scrophulariaceae | |
| Euphrasia nemorosa | S.aureum |
| Linaria vulgaris | S.aureum |
| Pelicularia palustris | S.aureum |
| Veronica aquatica | S.aureum |
| V.beccabunga | S.aureum |
| V.scutellata | S.aureum |
| V.spicata | S.aureum |
| Solanaceae | |
| Hyoscyamus niger | S.endobioticum |
| Lycopersicum esculentum | S.endobioticum |
| Nicandra physaloides | S.endobioticum |
| Solanum alatum | S.endobioticum |
| S.dulcomara | S.aureum, S.endoboiticum |
| S.nigrum | S.endobioticum |
| S.tuberosum | S.endobioticum |
| Thelipteridaceae | |
| Phegopteris connectilis | S.phegopteridis |
| Thelipteris palustris | |
| Ulmaceae | |
| Ulmus carpinifolia | S.aureum |

Valerianaceae

| | |
|---|---|
| Valeriana biflora | |
| V.montana | |
| V.capitata | S.aureum |

Violaceae

| | |
|---|---|
| Viola mirabilis | S.globosum |
| V.pumila | S.globosum |
| V.stagnina | S.globosum |
| V.canina | S.globosum |
| V.odorata | S.globosum |
| V.biflora | S.aureum |
| V.tricolor | S.aureum |
| V.hirta | S.aureum |

Zygnemataceae

| | |
|---|---|
| Mesocarpus sp. | S.zygogonii |
| Mougeotia scalaris | S.zygogonii |
| Mougeotia sp. | S.zygogonii |
| Spirogyra quadrata | S.spirogyrae |
| S.inflata | S.spirogyrae |
| S.mirabilis | S.spirogyrae |
| Zygogonium sp. | S.zygogonii |

## 3. Семейство ACHLYOGETONACEAE Sparrow

Mycologia, 34 : 113, 1942.

Таллом эндобиотический, голокарпический, при созревании делится поперечными перегородками на несколько иноперкулятных зооспорангиев, расположенных в линейной последовательности. Зооспоры с одним задним жгутиком. Покоящаяся стадия с достоверностью не известна.

Представители семейства паразитируют в клетках пресноводных водорослей, насекомых и нематод.

Тип семейства: *Achlyogeton* Schenk, 1859.

Семейство включает 4 рода: *Achlyogeton*, *Septolpidium*, *Bicricium*, *Myiophagus*, представители которых плохо изучены. На территории России зарегистрированы представители 3 родов.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ*

1. Паразит водорослей и нематод . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Паразит насекомых . . . . . . . . . . . . . 3. **Myiophagus.**
2. Таллом имеет 2 сегмента (зооспорангия . . . . . . 2. **Bicricium.**
— Таллом состоит, как правило, из большего числа сегментов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. **Achlyogeton.**

## (1.) Achlyogeton Schenk

Bot. Zeitung, 17 : 398, 1859.

Лит.: Dangeard, 1932.

Таллом эндобиотический, голокарпический, неразветвленный, вначале трубчатый, затем сегментированный на клетки, из которых развиваются иноперкулятные зооспорангии. Зооспоры с одной жировой глобулой, выходят из зооспорангия по одной и образуют неподвижную группу у отверстия трубки, затем инцистируются, после периода покоя выходят из цист и уплывают. Покоящиеся споры не наблюдались.

Тип рода: *A. entophytum* Schenk, 1859.

Род включает 4 вида, 3 из которых, *A. rostratum* Sorokin, *A. solatium* Sorokin, *A. salinum* Sorokin, изучены слабо и являются сомнительными.

Виды рода паразитируют на зеленых водорослях и нематодах рода *Anguillula*.

По строению таллома род чрезвычайно сходен с *Myzocytium* (*Lagenidiales*) и отличается только количеством жгутиков у зооспор.

Это единственный из родов хитридиомицетов, у представителей которого зооспоры инцистируются после выхода из спорангия и затем выходят из цисты, оставляя пустой ее оболочку. Такое явление дипланетизма характерно скорее для представителей оомицетов (*Achlya*, *Aphanomyces*). Наблюдения автора рода были сделаны в то время, когда не придавалось особого значения количеству жгутиков у зооспор. В последствии ни один из авторов не смог наблюдать активно плавающих одножгутиковых зооспор у *Achlyogeton*. Поэтому при более тщательном изучении *Achlyogeton* может оказаться родом грибов с двужгутиковыми зооспорами и тогда будет исключен из хитридиомицетов.

Achlyogeton entophytum Schenk, Bot.Zeitung, 17 : 398, 1859. Табл. YIII.

Зооспорангии, от 1 до 15 в одном талломе, сильно суженные в местах перегородок, эллипсоидальные, 15—55 x 10—20 мкм, с гладкой утолщенной перегородкой и выводными трубками, отходящими под прямым углом к длинной оси спорангия и вздутыми в месте соприкосновения с внутренней оболочкой водоросли и простирающимися наружу на различное расстояние.

Зооспоры яйцевидные или грушевидные с бесцветной жировой глобулой в заднем конце, выходят наружу после разрыва слегка расширенной вершины выводной трубки и образуют группу округлых цист, 4 мкм диам., после периода покоя выходят из цист и уплывают.

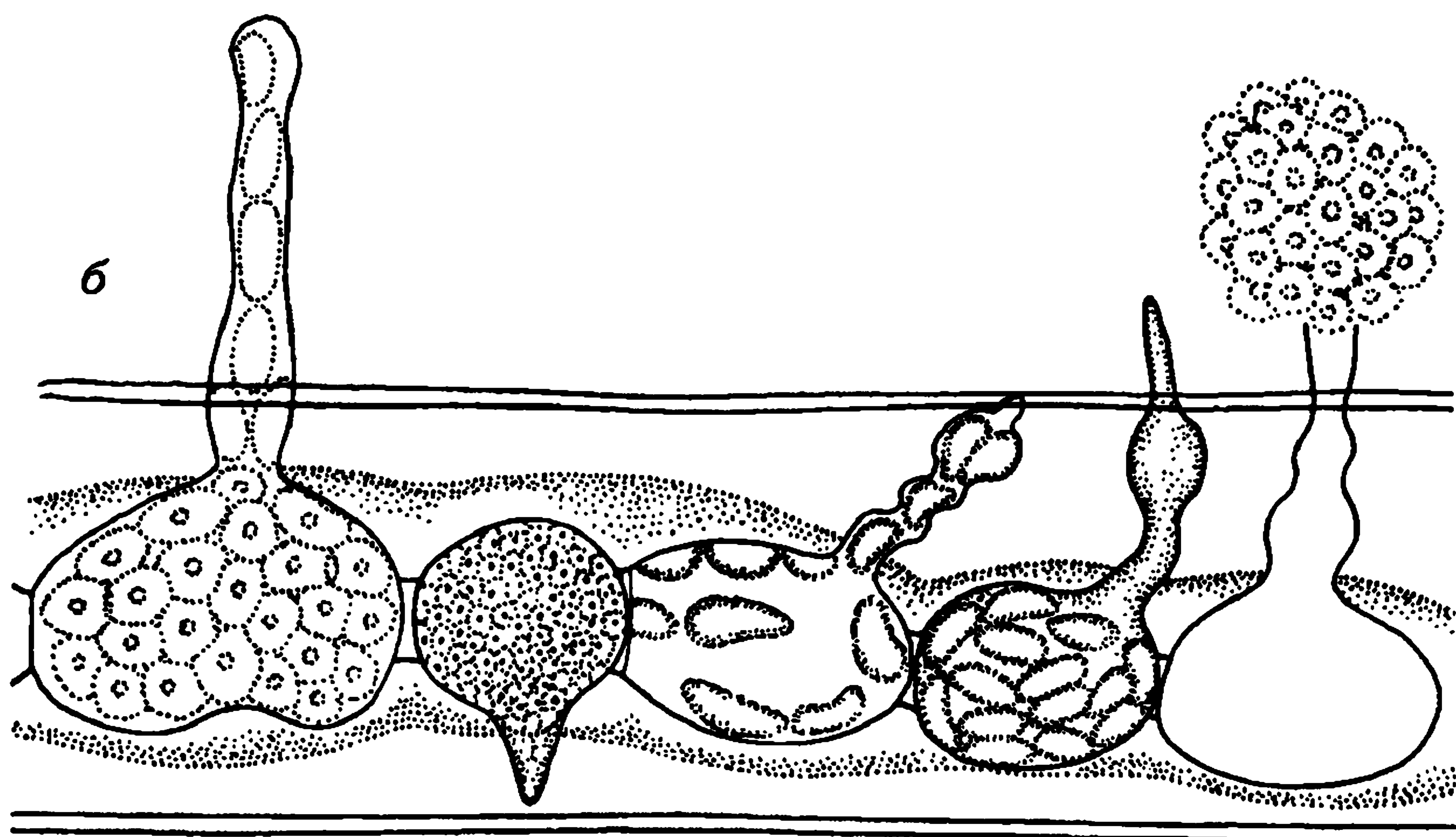
Покоящиеся споры с достоверностью не наблюдались. Паразит на видах *Cladophora*.

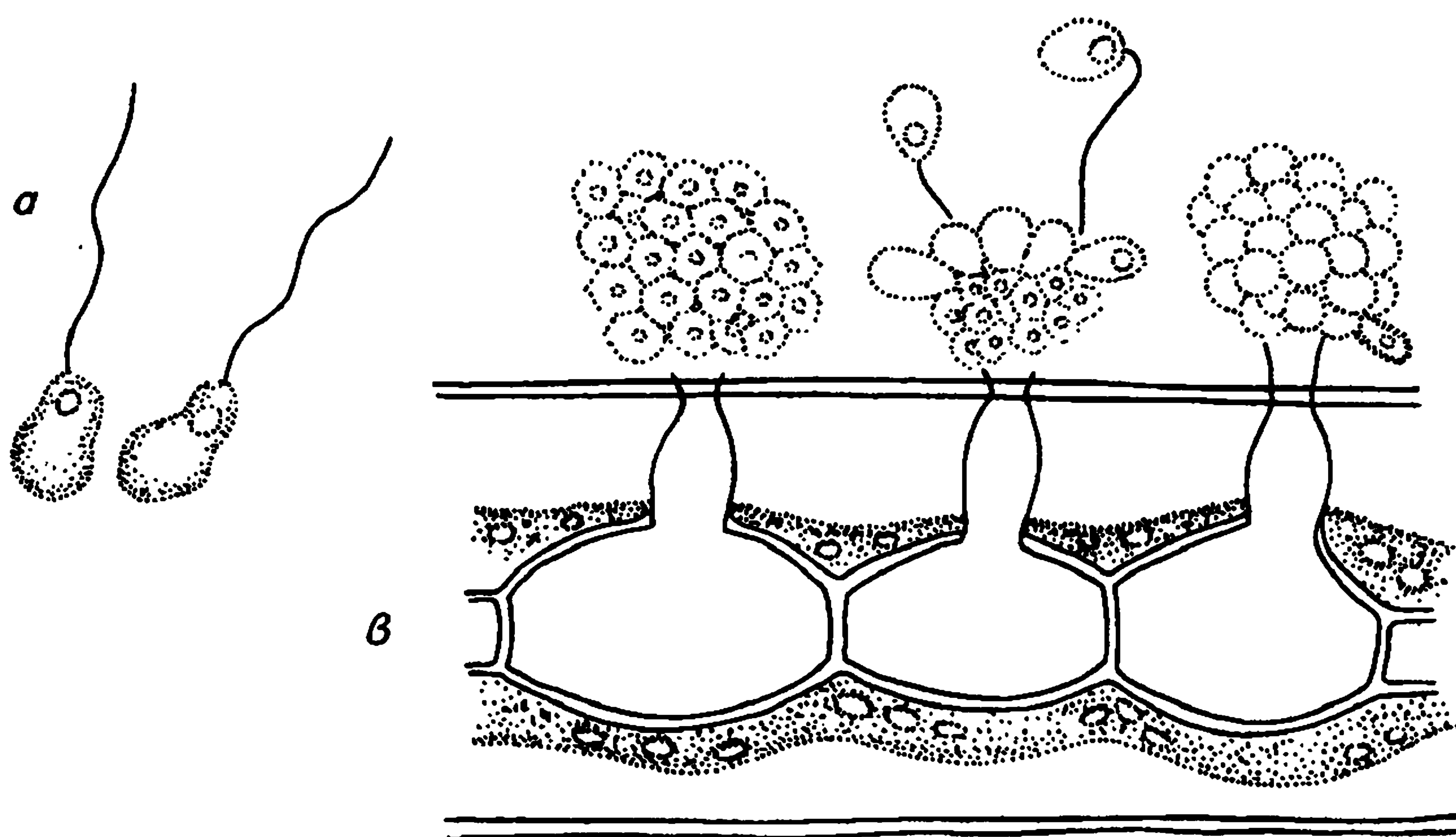
Европ. ч. (Лен.) — Европа (Германия), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

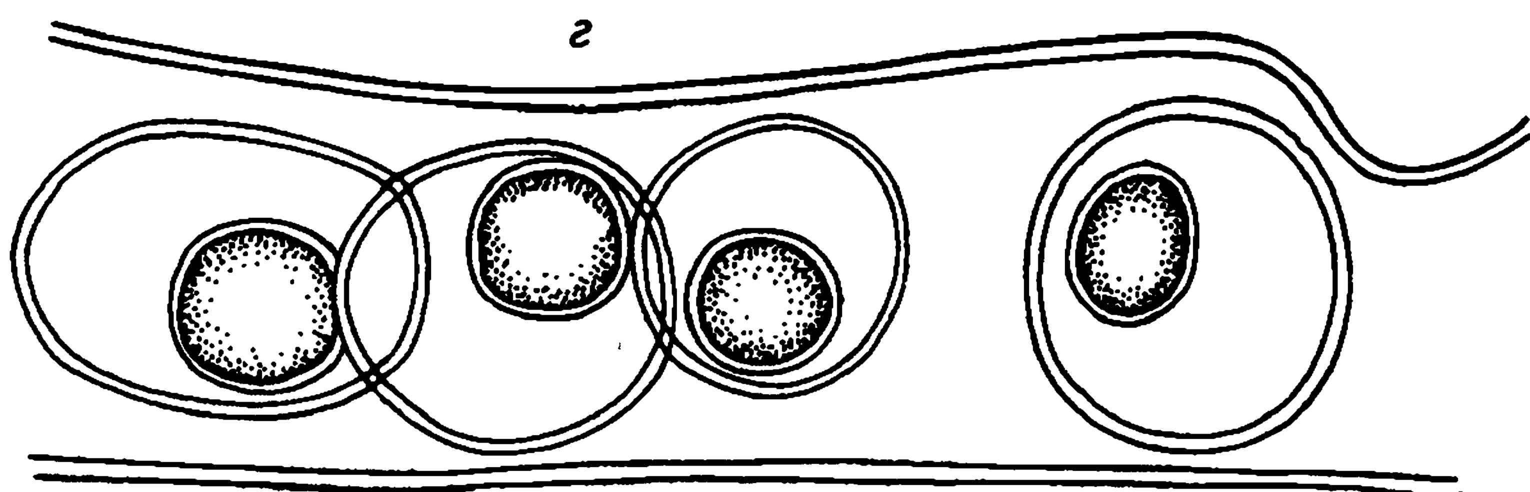
## 2. Bicricium Sorokin

Arch. Bot. Nord. France, 2 : 37, 1883.

Лит.: Karling, 1977.


б


а
в


г

Таллом эндобиотический, голокарпический, в зрелом состоянии разделен на два сегмента узкой перемычкой. Зооспорангии иноперкулятные, имеющие по одной выводной трубке. Зооспоры с одним задним жгутиком.

Покоящиеся споры толстостенные, формируются внутри сегментов таллома.

Тип рода: *B. lethale* Sorokin, 1883.

Виды рода паразитируют на пресноводных водорослях и нематодах из рода *Anguillula*. Род включает 4 плохо изученных вида, описанных Сорокиным, и никем больше не наблюдавшихся. Карлинг (Karling, 1942) рассматривает эти виды как двуклеточные формы *Myzocitium* (*Lagenidiales*). А.А. и П.А. Ячевские (1931) также относят этот род к *Lagenidiales* (*Ancylistales*), хотя в диагнозе Н.В.Сорокина и на его рисунке отмечены зооспоры с одним жгутиком.

**Bicricium lethale** Sorokin, Arch. Bot. Nord. France, 2 : 37, 1883.

Зооспорангии эллипсоидальные или неправильной формы, сильно суженные в месте перегородки, свободные концы спорангиев постепенно суживаются в трубку, которая проникает через оболочку хозяина.

Зооспоры яйцевидные с оттянутым передним концом и маленькой базальной глобулой, одножгутиковые, выходят через открытый конец выводной трубки.

Покоящиеся споры не наблюдались. В мертвых нематодах из рода *Anguillula*.

Европ. ч. (местонахождение не уточнено).

## **Miyophagus** Thaxter

in Sparrow, Mycologia, 31 : 449, 1939.

**Лит.:** Karling, 1948.

Таллом эндобиотический, голокарпический, вначале ценоцитный, затем сегментированный, из сегментов развиваются зооспорангии и промежуточные стерильные клетки, про созревании стерильные элементы, соединяющие спорангии в цепочки, разрушаются и спорангии оказываются свободно лежащими в теле хозяина. Зооспорангии иноперкулятные, с несколькими папиллами. Зооспоры крупные, веретеновидные или каплевидные с одной глобулой.

Покоящиеся споры образуются в сегментах таллома, шаровидные, с утолщенной двуслойной оболочкой, наружный слой имеет сетчатую орнаментацию. При прорастании функционируют как проспорангии, образуя тонкостенный эндоспорангий. Вышедшие из него зооспоры в некоторых случаях попарно сливаются и образуют двужгутиковые подвижные клетки.

---

**Таблица VIII**

*Achlyogeton entophytum* (по: Schenk, 1859; Martin, 1927): *а* — зоспоры; *б* — серия зооспорангиев, находящихся на разных стадиях развития; *в* — скопление планоспор, вышедших из спорангиев; *г* — покоящиеся споры.

Род монотипный, основан на *M. ucrainicus* (Wize) Sparrow, паразитирующем на насекомых из отрядов *Coleoptera*, *Diptera*, *Homoptera*, *Coccoideae*.

Род был отнесен Карлингом (Karling, 1948) к семейству *Achlyogetonaceae* в связи наличием у *M. ucrainicus* характерного для семейства цепочковидного таллома. Однако он отмечает, что по строению зооспор и характеру зоспорогенеза этот вид очень сходен с представителями порядка *Blastocladiales*, и его положение в семействе *Achlyogetonaceae* скорее всего носит временный характер.

**Miyophagus ucrainicus** (Wize) Sparrow, Mycologia, 31 : 443, 1939. — *Olpidiopsis ucrainica* Wize, Bull. Akad. Umiejetn., Krakow, 10 : 713, 1904.

Таллом развивается из проростковой трубки зооспоры, которая удлиняется, ветвится и образует через неравные промежутки в начале перетяжки, затем септы, которые разделяют таллом на зооспорангии и короткие промежуточные клетки. После созревания таллома промежуточные клетки разрушаются и спорангии освобождаются в полость тела хозяина.

Зооспорангии шаровидные, 17—45 мкм диам., или продолговатые, 40—75 х 25—35 мкм, с гранулярным содержимым и 1 или несколькими папиллами.

Покоящиеся споры шаровидные, с утолщенной оболочкой, имеющей сетчатую орнаментацию, образуются внутри сегментов таллома и после созревания оказываются заключенными в тонкостенный шаровидный контейнер.

Паразит куколок, личинок и взрослых особей различных насекомых из отрядов *Coleoptera*, *Diptera*, *Homoptera*, *Coccoideae*.

Украина. — Европа (Чехословакия, Великобритания), Сев. Америка (США,Канада).

При наличии паразита тело насекомого сильно увеличивается в размерах и превращается в оранжевый порошок, состоящий из спорангиев.

### Семейство **RHIZIDIACEAE** Schroet.

Cohn's Kryptogamen-Fl. Schles. 3 : 189, 1886.

Таллом эукарпический, моноцентрический, эндо- или интербиотический. После инцистирования зооспора развивается целиком или частично в зооспорангий или проспорангий. В некоторых случаях зооспорангий развивается из вздутия проростковой трубки, а не из цисты зооспоры непосредственно. Из проростковой трубки обычно развивается вегетативная система, представленная гаусторием, ризоидом или системой ризоидов, отходящих от одной или нескольких точек поверхности спорангия или от апофизы, которая у некоторых видов функционирует как проспорангий. Вегетативная система может состоять из одной апофизы или нескольких апофиз, расположенных цепочкой. Покоящиеся споры образуются половым или бесполым путем и могут иметь иное, чем зооспорангий, расположение по отношению к субстрату. Половое размножение

отмечено у большого числа родов и видов, однако все стадии полового процесса прослежены у немногих. Тип полового процесса значительно варьирует в пределах семейства, это может быть изопланогамия или апланогамия, то есть слияние содержимого гаметангиев через анастомоз ризоидов, конъюгационную трубку или пору.

Это крупнейшее семейство порядка *Chytridiales*, оно включает 45 родов и 450 видов.

Тип семейства: *Rhizidium* Braun, 1856.

В России зарегистрированы представители 16 родов.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ*

1. Таллом интербиотический . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Таллом эпи- или эндобиотический . . . . . . . . . . . . . 3.
2. Таллом имеет одну ось развития ризоидов, споры бесполого размножения неподвижны . . . . . . . . . . . **1. Sporophlyctis.**
— Таллом имеет несколько осей развития ризоидов, споры бесполого размножения подвижны (зооспоры) . . . . . . **2. Polyphagus.**
3. Таллом имеет одну ось развития ризоидов . . . . . . . . . 4.
— Таллом имеет несколько осей развития ризоидов . . . . . . 15.
4. Зооспорангий иноперкулятный . . . . . . . . . . . . . . 5.
— Зооспорангий оперкулятный . . . . . . . . . . . . . . . 13.
5. Зооспорангий имеет базальную стерильную клетку (ножку) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **(3). Podochytrium.**
— Зооспорангий сидячий . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6.
6. Ризоиды отходят от одной утолщенной оси . . . . . **4. Rhizidium.**
— Ризоиды или гаусторий отходят непосредственно от основания спорангия . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7.
7. Вегетативная часть таллома — мешковидный или лопастной гаусторий, зооспорангий развивается как латеральный вырост эпибиотического проспорангия (апофизы) . . . . . . . **5. Saccomyces.**
— Вегетативная часть таллома — ризоиды, апофиза, если имеется, эндобиотическая . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8.
8. Апофиза, как правило, отсутствует . . . . . . . . . . . . 9.
— Имеется эндобиотическая апофиза . . . . . . . . . . . . 10.
9. Покоящиеся споры одноклеточные . . . . . . **6. Rhizophydium.**
— Покоящиеся споры двуклеточные . . . . . . . **7. Septosperma.**
10. Зооспорангии с шиповидным пикальным придатком . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **8. Obelidium.**
— Зооспорангии без придатка . . . . . . . . . . . . . . . . 11.
11. Покоящиеся споры образуются бесполым путем . . . . . . . 12.
— Покоящиеся споры образуются половым путем после конъюгации двух карликовых талломов . . . . . . . **9. Rhizoclosmatium.**
12. Покоящиеся споры эндобиотические, зооспорангии с заостренной вершиной . . . . . . . . . . . . . . . **10. Blyttiomyces.**
— Покоящиеся споры эпибиотические, зооспорангии различной формы, часто орнаментированные зубцами . . . . **11. Phlyctochytrium.**
13. Покоящиеся споры эпибиотические . . . . . . **12. Chytriomyces.**
— Покоящиеся споры эндобиотические . . . . . . . . . . . . 14.

14. Имеется эндобиотическая апофиза, функционирующая в онтогенезе как проспорангий . . . . . . . . . . . . 13. **Diplochytridium.**
— Апофиза отсутствует . . . . . . . . . . . . . . 14. **Chytridium.**
15. Зооспорангий иноперкулятный . . . . . . . . 15. **Rhizophlyctis.**
— Зооспорангий оперкулятный . . . . . . . . . . . 16. **Karlingia.**

## 1. Sporophlyctis Serb.

Бот. зап., 24 : 164, 1907.

Лит.: Sparrow, 1960; Karling, 1977.

Таллом интербиотический, состоит из репродуктивного органа, от которого отходит одна ось ризоидов, окончания которых проникают в клетки хозяев. Проспорангий развивается из тела апланоспоры, спорангий образуется как латеральный вырост проспорангия, иноперкулятный, тонкостенный.

Апланоспоры полностью формируются внутри спорангия и прорастают внутри него или после разрыва его оболочки.

Покоящиеся споры толстостенные, шиповатые, образуются половым путем в результате конъюгации двух разнополых талломов, из вздутия на конце конъюгационной трубки.

Род монотипный, основан на *S. rostrata* Serb., паразитирующем на видах *Draparnaldia*.

В сводке Спэрроу (Sparrow, 1960) приводится еще один вид рода *Sporophlyctis* — *S. chinensis* (Shen) Sparrow, описанный первоначально как *Polyphagus rostratus* (Serb.) Shen. Автор этого вида счел его идентичным *S.rostrata* и перевел последний в род *Polyphagus* (Shen, 1944). Спэрроу (Sparrow, 1960) восстановил статус рода *Sporophlyctis*, считая его отличным от *Polyphagus* по типу полового процесса. Половой процесс *S.rostrata* описан Сербиновым как копуляция двух особей с образованием копуляционной трубки, на конце которой образуется шиповатая покоящаяся спора (Сербинов, 1907, с. 123-124). Спэрроу неверно интерпретирует данные Сербинова, по-видимому, исходя из его рисунка, где изображена только дистальная часть копулирующего женского таллома, и описывает половой процесс *S. rostrata*, как копуляцию непосредственно талломов без образования копуляционной трубки. Такой тип полового процесса описан у *Polyphagus rostratus*, поэтому Спэрроу переводит его в род *Sporophlyctis* с видовым эпитетом *chinensis*.

Таксономические операции, проведенные Спэрроу в отношении рода *Sporophlyctis* не могут быть признаны, так как основываются на ошибочном трактовании оригинального описания типового вида. *P. rostratus* обладает подвижными зооспорами, поэтому вряд ли возможно отнесение его к роду *Sporophlyctis*, основной характеристикой которого является неподвижность спор бесполого размножения. Более правильным было бы включение его в род *Polyphagus* без объединения с видом Сербинова.

**Sporophlyctis rostrata Serb.**, Бот. зап., 24 : 163, 1907. Табл. IX.

Проспорангий овальный или веретеновидный, 30—40 мкм длиной и 9—13 мкм диам., с небольшим пузыревидным выступом на вершине и

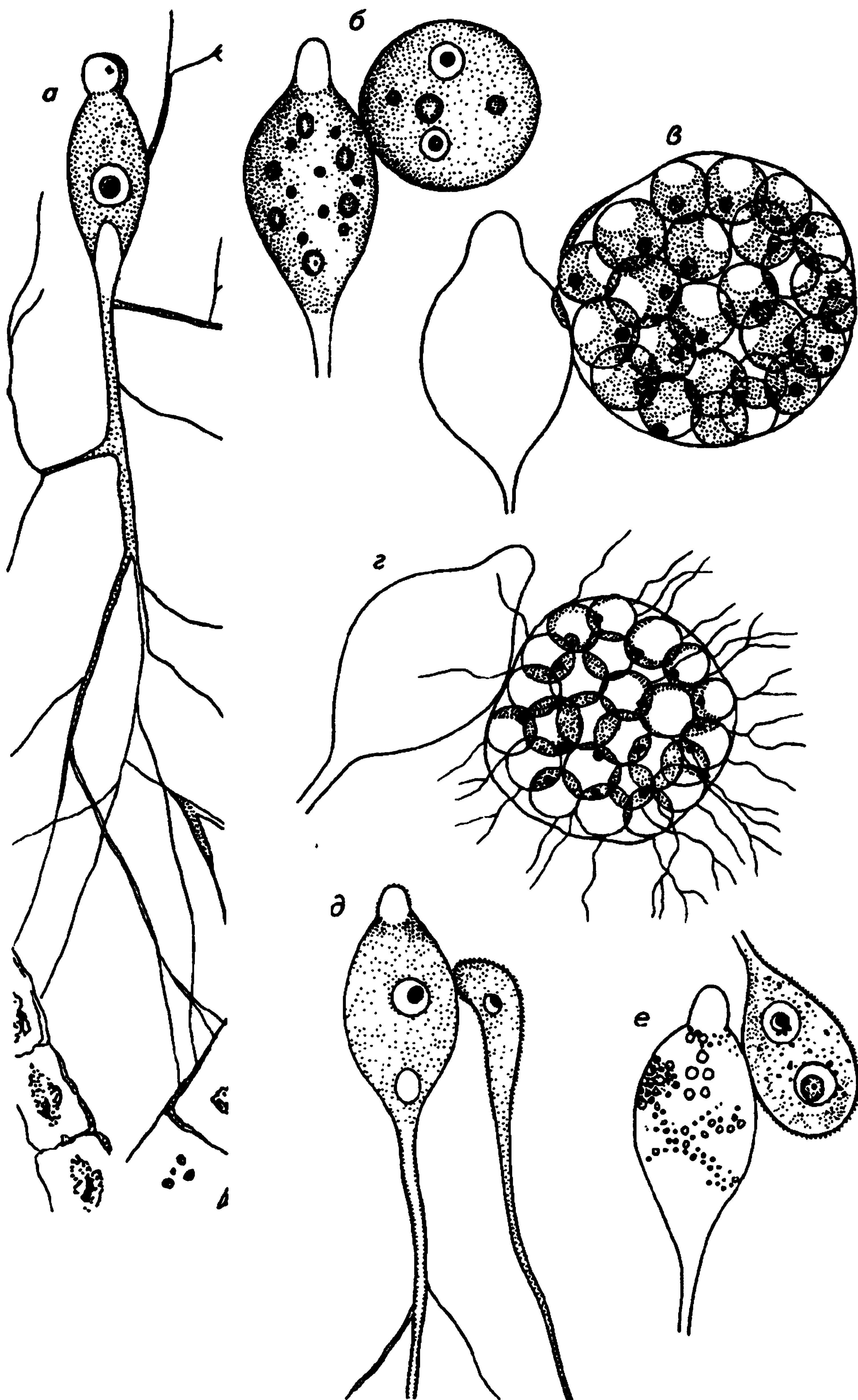



**Таблица IX**

*Sporophlyctis rostrata* (по: Сербинов, 1907): *а* — молодой таллом, паразитирующий на *Draparnaldia glomerata*; *б*, *в* — стадии развития спорангия на проспорангии; *г* — прорастание спор бесполого размножения сразу после выхода из спорангия; *д* — начальная стадия коньюгации двух талломов; *е* — завершающая стадия коньюгации.

тонкой гладкой бесцветной оболочкой. Спорангий шаровидный или эллипсовидный, тонкостенный, 20—35 мкм диам. Ризоиды сильно ветвящиеся, отходящие от одной главной оси. Апланоспоры шаровидные, 6.3 мкм диам., с одной боковой бесцветной глобулой, прорастают внутри спорангия до или после разрыва его оболочки.

Покоящиеся споры яйцевидные, 29—30 мкм диам., с шиповатой светло-коричневой оболочкой и одной жировой глобулой, образуются в результате копуляции двух талломов из вздутия на конце копуляционной трубки. Паразит на *Draparnaldia glomerata* и *D. plumosa*.

Европ. ч. (Лен.). — Европа, Сев. Америка (США).

## 2. **Polyphagus** Nowak.

Cohn, Beitr. Biol. Pflanzen, 2 : 203, 1876.

Лит.: Johns, 1964, Karling, 1977

Таллом интербиотический, состоит из расширенной центральной части (проспорангия), от которой отходят несколько осей сильно ветвящихся ризоидов, концы которых проникают в субстрат. Зооспорангий иноперкулятный, развивается как вырост проспорангия и отделяется от него септой. Зооспоры с одной глобулой, полностью формируются внутри спорангия и освобождаются через пору в его оболочке.

Покоящиеся споры толстостенные, с одной крупной глобулой, образуются из вздутия конъюгационной трубки в результате полового процесса — конъюгации мужского и женского талломов.

Тип рода: *P. euglenae* Nowak., 1876.

Род включает 11 видов, паразитирующих на водорослях и вызывающих их массовое поражение. Некоторые виды (*P. parasiticus*) узкоспециализированы и поражают один вид или род, другие имеют относительно широкий круг хозяев.

В России и сопредельных странах зарегистрировано 3 вида.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

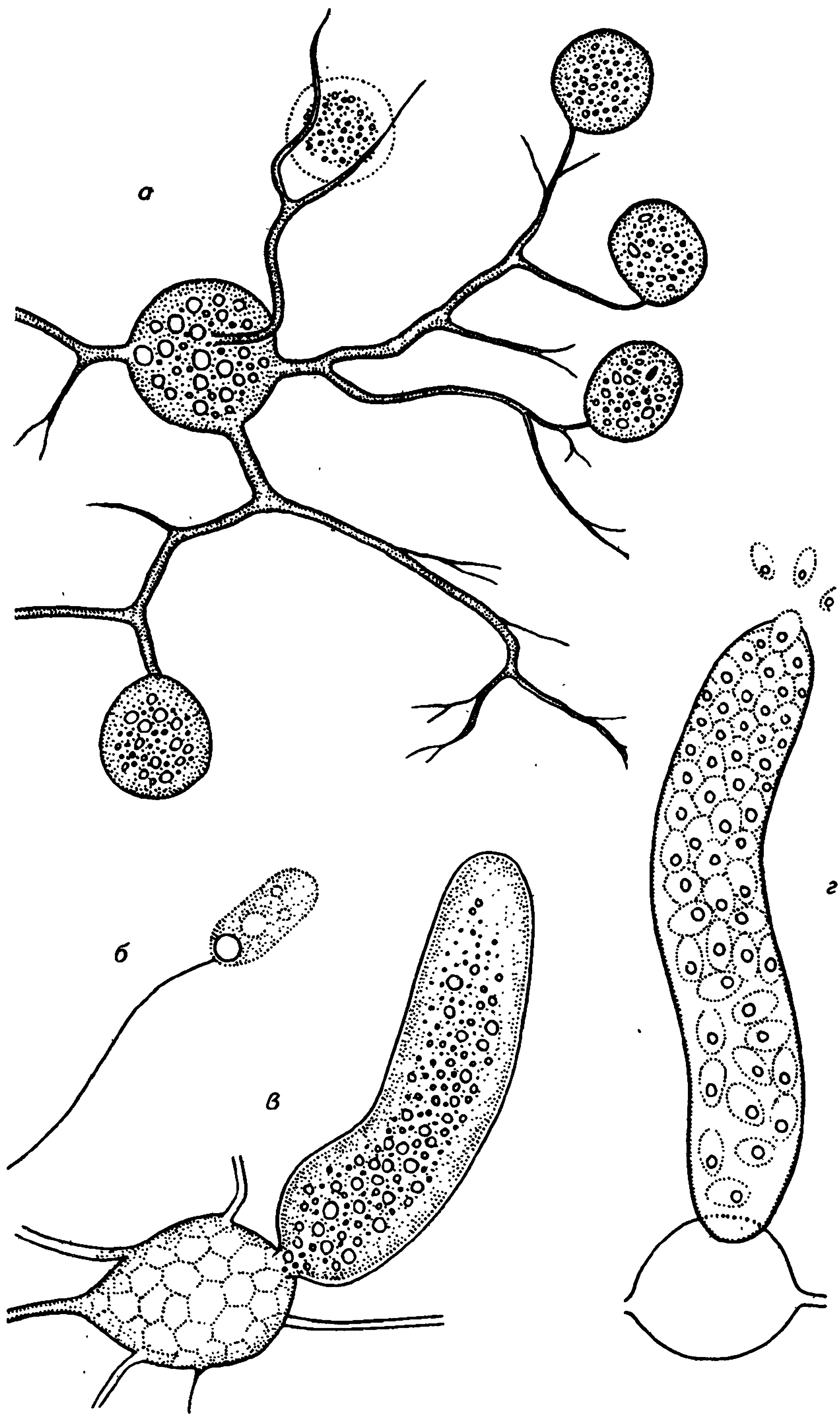
1. Паразит *Tribonema bombicina* . . . . . . . . . (1). **P. parasiticus.**
— Паразит эвгленовых водорослей . . . . . . . . . . . . . 2.
2. Зооспорангии яйцевидные, покоящиеся споры с гладкой оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (2). **P. laevis.**
— Зооспорангии удлиненные, покоящиеся споры с шиповатой оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. **P.euglenae.**

(1). **Polyphagus parasiticus** Nowak., Akad. umietnosci Krakowie. Widziat mat.-przyrod, Pamietnik, 4 : 174, 1878. Табл. X, 2.

---

**Таблица X**

*Polyphagus euglenae* (по Nowakowski, 1876) *а* — интербиотический таллом, прикрепленный к нескольким клеткам *Euglena*, *б* — зооспора , *в* — зооспорангий с проспорангием, *г* — выход зооспор


а
б
в
г

Проспорангий экстраматрикальный, свободно располагается в водной среде, грушевидный, булавовидный, веретеновидный, терминальный или чаще интеркалярный на основной оси ризоидов, от которой так же, как и от тела проспорангия отходят многочисленные более тонкие ризоиды. Зооспорангий обычно образуется как латеральный вырост проспорангия, яйцевидный, 14—16 мкм диам. Зооспоры шаровидные, 6—8 мкм диам., с крупной бесцветной базальной глобулой и длинным жгутиком, выходят из спорангия после разрушения верхней половины его оболочки.

Покоящиеся споры шаровидные, 9—18 мкм диам., с толстой коричневой оболочкой, покрытой короткими, коническими шипами, с крупной бесцветной, жировой глобулой, образуются в результате конъюгации двух талломов, на конце конъюгационной трубки, при прорастании функционируют как проспорангии.

Паразит на *Tribonema bombycina*.

Европа (Венгрия, Германия), Сев. Америка (США).

(2). **Polyphagus** laevis Bartsch, Mycologia, 37 : 567, 1945. — *P. euglenae* Nowak. pro parte, 1876; *P. euglenae var. minor* Nowak., 1878. Табл. XXIII, 3.

Проспорангий экстраматрикальный, свободно расположенный в водной среде, реже сидячий, шаровидный, яйцевидный или неправильной формы, 12— 28 мкм диам. Ризоиды разветвленные, отходят от 1—6 осей, достигающих 3 мкм диам. в основании, погруженные концами в клетки хозяев. Зооспорангий располагается на любой точке поверхности проспорангия, но чаще всего напротив места отхождения самой крупной оси ризоидов, обычно яйцевидный, 20—40 мкм диам., с тонкой гладкой оболочкой и апикальной или субапикальной порой. Зооспоры яйцевидные или удлиненные, 3—3.4 x 5—6 мкм, с одной голубовато-зеленой жировой глобулой, выходят из спорангия по одной и сразу уплывают, обладают положительным фототаксисом, иногда прорастают внутри спорангия.

Покоящиеся споры шаровидные, яйцевидные, булавовидные, удлиненные или неправильной формы, 14—26 мкм диам., с толстой, гладкой, бесцветной или бледно-желтой оболочкой, расположены на конце конъюгационной трубки, достигающей 28 мкм в длину и 3 мкм в диам., и непосредственно прилегают к женскому таллому, при прорастании функционируют как проспорангии.

Паразит видов *Euglena* и *Chlamidomonas*.

Европа, Азия (Китай), Сев. Америка (США).

3. **Polyphagus** euglenae Nowak., Cohn Beitr. Biol. Pflanzen, 2 : 203, 1876. Табл. X, 1; XI.

Проспорангий экстраматрикальный, реже сидячий, веретеновидный, булавовидный или шаровидный, 7—38 мкм диам., 12—200 мкм длиной. Ризоиды разветвленные, имеют 2—8 осей развития, достигающих 6 мкм в диам. в основании, погружены концами к клетки хозяев. Зооспорангий развивается как латеральный вырост на проспорангии, обычно удлиненный, трубчатый, заостренный на вершине, иногда цилиндрический или

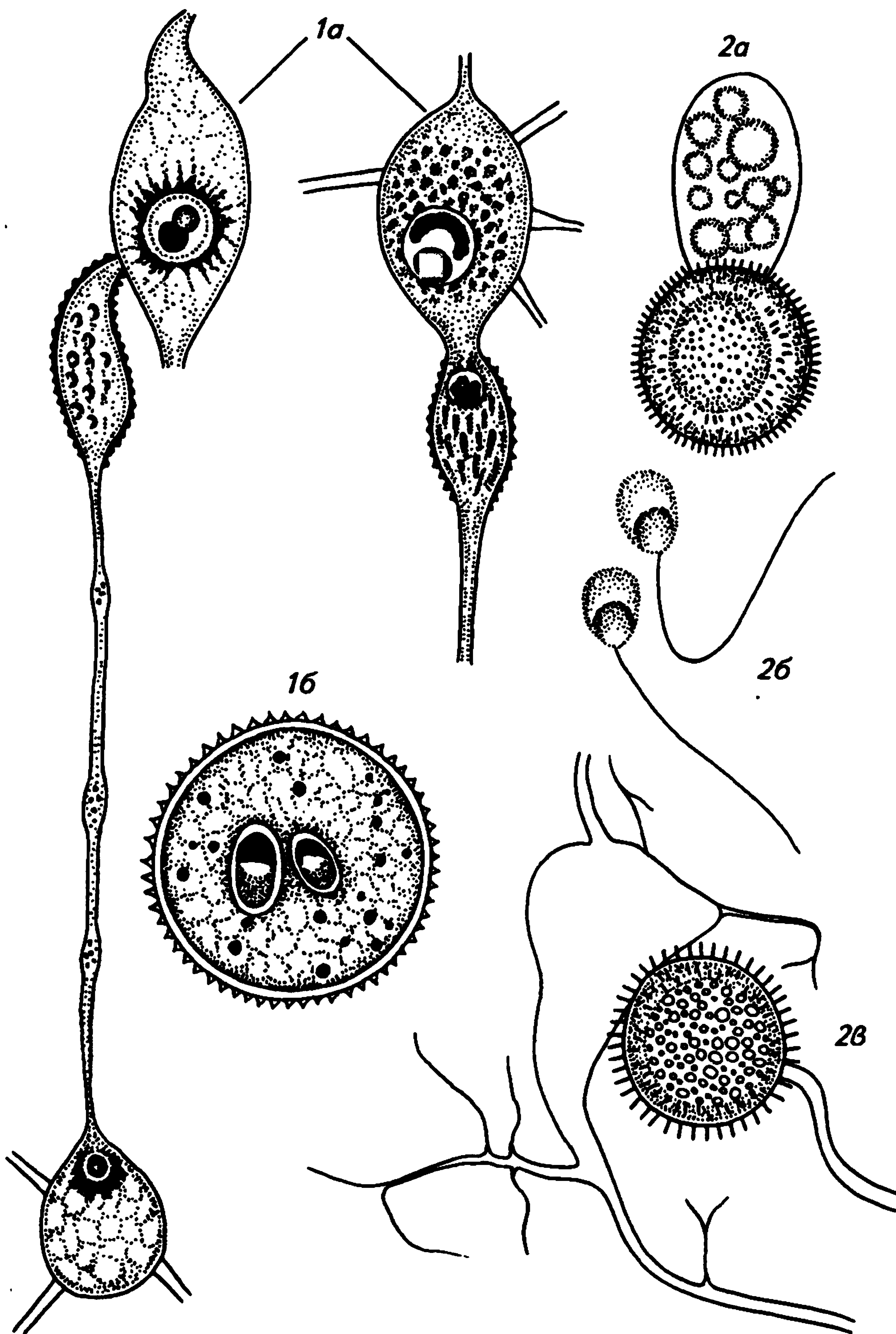



**Таблица XI**

*1* — ***Polyphagus euglenae*** (по: Wager, 1913): *а* — конъюгация мужского и женского талломов, расширение на конце конъюгационной трубки — будущая зигоспора; *б* — зрелая двуядерная зигоспора; *2* — ***P. parasiticus*** (по: Scherffel, 1929): *а* — прорастание зигоспоры; *б* — зооспоры; *в* — зигоспора в контакте с женским талломом.

изогнутый, 8—36 мкм диам., 20—180 мкм длиной, с тонкой, гладкой оболочкой, иноперкулятный, с апикальной порой, содержит несколько сотен зооспор. Зооспоры цилиндрические или эллипсовидные, 3—5 х 6—13 мкм, с одной бледно-желтой глобулой, выходят из спорангия по одной и сразу уплывают, обладают положительным фототаксиссом, иногда прорастают внутри спорангия.

Покоящаяся спора шаровидная, яйцевидная или веретеновидная, 10—26 мкм диам., с желтой или коричневой оболочкой, орнаментированной тонкими, коническими шипами, расположена субтерминально на конъюгационной трубке, достигающей 10—60 мкм в длину и 2 мкм диам. При прорастании функционирует как проспорангий.

Паразит видов *Euglena*.

Европ. ч. (Лен). — Украина.— Европа, Сев. Америка.

### (3). **Podochytrium** Pfitzer

Sitzungsber. Niderrhein. Gesell. Natur.-und Heilkunde, 1869 : 62, 1870. — *Septocarpus* Zopf, 1888; *Rhizidiopsis* Sparrow, 1933.

Лит.: Sparrow, 1936; Canter, 1970.

Таллом эпи- и эндобиотический, эпибиотическая часть двуклеточная, при этом базальная стерильная часть представляет собой цисту зооспоры. Зооспорангий иноперкулятный, развивается из апикального выроста цисты и обычно отделяется от нее септой. Ризоиды отходят от тонкой инфекционной трубочки. Зооспоры с одной глобулой.

Покоящаяся спора образуется так же, как спорангий, в зрелом состоянии имеет гладкую, светло-коричневую оболочку, содержит многочисленные жировые глобулы и несет одну цисту зооспоры, прикрепленную латерально или базально. При прорастании функционирует как проспорангий.

Тип рода: *P. clavatum* Pfitzer, 1870.

Род отличается от *Rhizophydium* наличием сохраняющейся в онтогенезе и отделенной септой цисты зооспоры. Род включает 6 видов, 4 из них — паразиты диатомовых водорослей, 2 — сапротрофы на хитиновых и целлюлозных субстратах. Здесь в качестве возможного для обнаружения мы приводим один вид.

**Podochytrium clavatum** Pfitzer, Sitzungber. Niederrhein. Gesell. Natur.-und Heilkunde, 1869 : 62, 1870; *Septocarpus corynephorus*, Zopf, 1888. Табл. XII.

Зооспорангий булавовидный или обратно-грушевидный, с гладкой, утолщенной бесцветной оболочкой, 8—19 мкм высотой, 5—8.4 мкм диам., расположен на базальной стерильной клетке, 2.5—3 мкм диам., сидящей или непосредственно на субстрате или на тонкой ножке, представляющей собой участок проростковой трубки. От противоположного конца трубки отходят тонкие разветвленные ризоиды.

Зооспоры шаровидные, 3 мкм диам., с одной бесцветной глобулой, иногда движутся внутри спорангия, выходят наружу после растворения

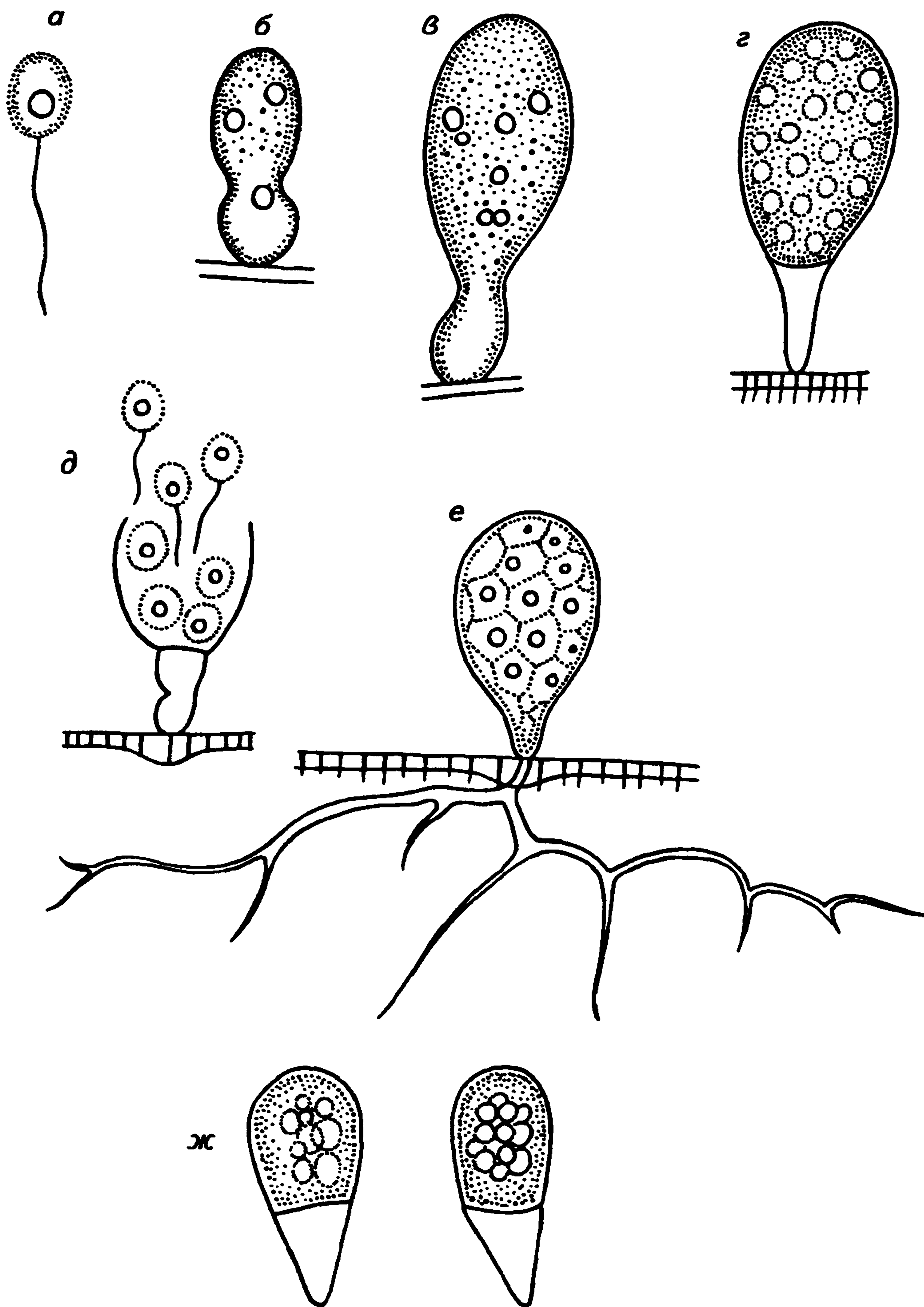



**Таблица XII**

*Podochytrium clavatum*: *а* — зооспора; *б*, *в* — начальные стадии развития зооспорангия из цисты зооспоры; *г* — зрелый зооспорангий с ножкой, отделенной септой; *д* — выход зооспор через широкую апикальную пору; *е* — таллом с булавовидным зооспорангием и разветвленными ризоидами; *ж* — покоящиеся споры.

широкой апикальной папиллы и образуют временно неподвижную массу у выхода из спорангия.

Покоящиеся споры не наблюдались. Паразит диатомовых водорослей из родов *Pinnularia*, *Melosira*, *Amphora*, *Gomphonema*, *Navicula*.

Европа (Германия, Бельгия, Франция, Великобритания, Венгрия), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

Шерффель описал покоящиеся споры, которые возможно принадлежат этому виду (Scherffel, 1926). Они булавовидные, 6—8 х 4—5 мкм, с закругленной вершиной и гладкой утолщенной оболочкой, покоятся на стерильной базальной клетке.

## Rhizidium Braun

Flora, 14 : 599, 1856.

Лит.: Sparrow, 1937; Karling, 1945, 1970; Canter, 1950.

Таллом моноцентрический, эпибиотический или интербиотический, состоит из спорангия и системы ризоидов, имеющей одну основную утолщенную ось, от которой отходят более тонкие ветви. Зооспорангий развивается непосредственно из цисты зооспоры, иноперкулятный, одно- или многопоровый. Зооспоры шаровидные или яйцевидные, с одной крупной глобулой.

Покоящиеся споры расположены так же, как спорангий, образуются половым или бесполым путем, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *R.mycophylum* Braun, 1856.

Виды рода паразиты водорослей и сапротрофы слизистых чехлах водорослей, в экзувиях насекомых и на других хитиновых и целлюлозных субстратах.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Таллом имеет одну ось ризоидов . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Таллом часто с одной осью ризоидов, но может иметь их несколько . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. R. varians.
2. Зооспорангий расположен латерально по отношению к главной оси ризоидов, сапротроф на экзувиях насекомых . 2. R. chitinophilum.
— Зооспорангий расположен терминально на главной оси ризоидов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
3. Зооспорангий имеет одну пору . . . . . . . . . . . . . . . 4.
— Зооспорангий с несколькими порами . . . . . . . 3. R. elongatum.
4. Паразит диатомовых водорослей в засоленных водоемах . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. R. brauni.
— Сапротроф на экзувиях насекомых, оболочка спорангия орнаментирована выростами неправильной формы . . . . . 5. R. ramosum.
— Сапротроф в слизистом чехле *Chaetophora* и на других целлюлозных субстратах, оболочка спорангия гладкая . . . 6. R. nowakowski.

1. **Rhizidium varians** Karling, Amer. J. Bot., 36 : 681, 1949.

Таллом преимущественно моноцентрический, но часто — полицентрический. Зооспорангии гладкие, бесцветные, различной формы, шаровидные, 20—130 мкм диам., грушевидные, 10—40 х 30—75 мкм, овальные, 12—30 х 18—60 мкм, лимоновидные, булавовидные, удлиненные или неправильные, с 1—4 низкими или выступающими папиллами или сужающимися выводными трубочками, 5—7 мкм шириной в основании и 15—96 мкм длиной, заполненными бесцветным желеобразным матриксом. Ризоиды обычно отходят от основания спорангия, часто от нескольких его точек, основная ось достигает 17 мкм в диам. и 500 мкм в длину.

Зооспоры шаровидные, 3.5—4 мкм диам., с одной блестящей жировой глобулой, 1.9—2.4 мкм диам., после выхода из спорангия некоторое время роятся у выхода.

Покоящиеся споры преимущественно шаровидные, 8—22 мкм диам. или овальные, 10—15 х 12—18 мкм, с гладкой оболочкой, 1.8—2.4 мкм толщ., которая по мере созревания споры становится светло-коричневой. При прорастании функционируют как проспорангии.

Сапротроф на целлюлозных субстратах.

Европ. ч. (Лен.) — Украина. — Европа, Сев. Америка (США).

2. **Rhizidium chitinophilum** Sparrow, Aquatic Phycomycetes, 1960 : 412. Табл. XIII, 1.

Зооспорангии шаровидные или почти шаровидные, 28—50 мкм диам., бесцветные, с гладкой оболочкой. Ризоидальная система имеет основную ось, от которой отходят более тонкие ответвления, проксимальная часть оси расширена и переходит в отделенную септой апофизу, зооспорангий расположен латерально по отношению к главной оси ризоидов.

Зооспоры шаровидные, 4 мкм диам. или эллипсовидные, 5 х 3 мкм диам. с одной или двумя крупными латерально расположенными глобулами и жгутиком, 30—35 мкм длиной, выходят из зооспорангия через субапикальную или латеральную пору компактной шаровидной массой, претерпевают период роения внутри окружающей их мембраны, затем форма массы зооспор становится неправильной и они по одной уплывают.

Покоящиеся споры не наблюдалсь.

Сапротроф в экзувиях насекомых.

Европ. ч. (Лен). — Эстония. — Европа, Сев. Америка (США).

3. **Rhizidium elongatum** Karling, Amer. J. Bot., 36 : 683, 1949.

Зооспорангии удлиненные, 6—12 х 20—45 мкм, неправильные, грушевидные, 7—18 х 9—32 мкм, овальные, реже шаровидные, 8—20 мкм диам., с одной широкой не выступающей папиллой, 4—12 мкм диам. и бесцветной гладкой оболочкой. Ризоиды отходят от одной главной оси, ветвятся и достигают 200 мкм в длину.

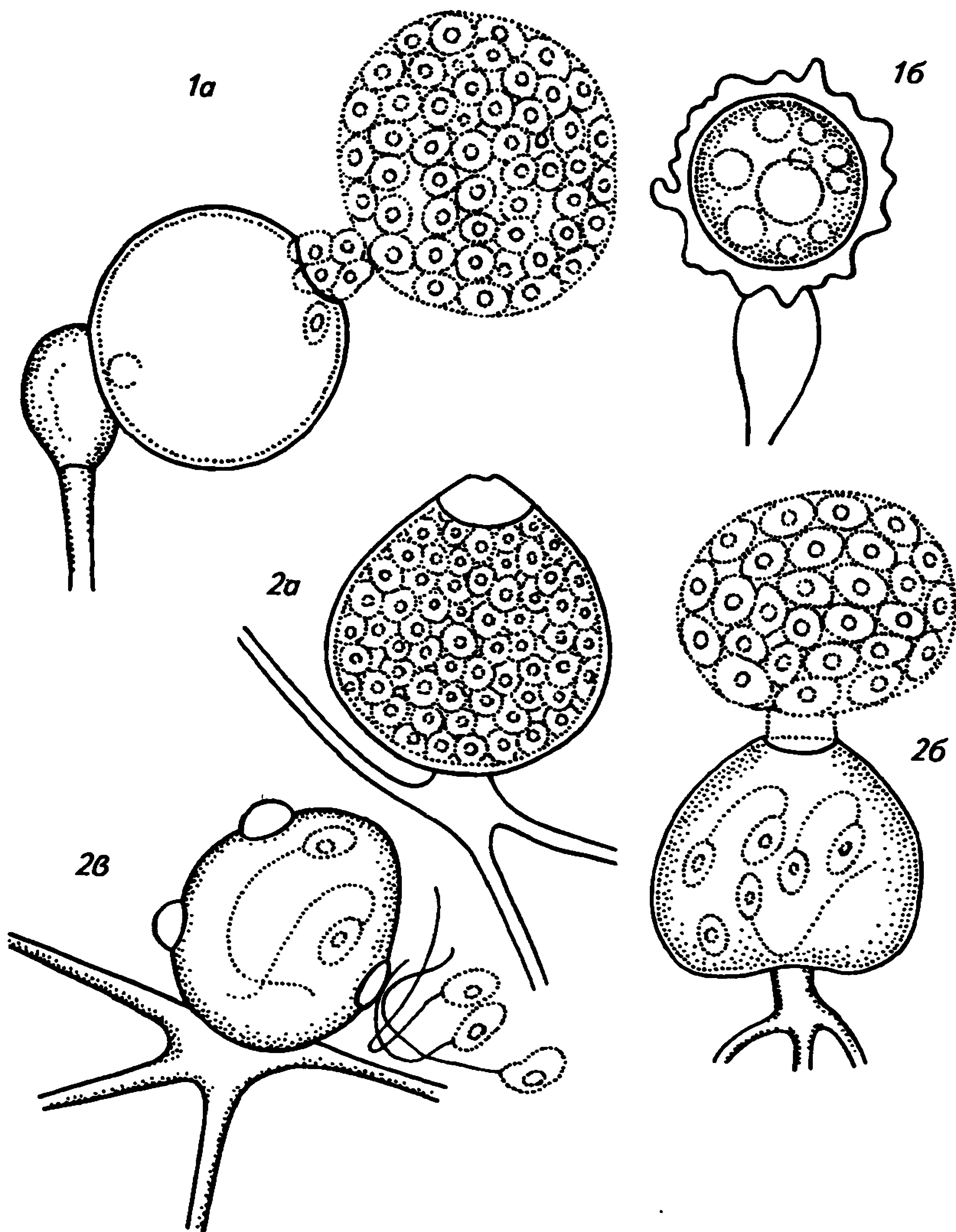



**Таблица XIII**

*1* — *Rhizidium chitinophilum* (по: Karling, 1967; Sparrow, 1937): *а* — зооспорангий с вышедшими зооспорами; *б* — покоящаяся спора; *2* — *R. ramosum* (по: Sparrow, 1937): *а* — зрелый зооспорангий с апикальной папиллой; *б* — выход зооспор; *в* — пустой зооспорангий с базальной порой.

Зооспоры овальные, 4.8—5.2 x 5—6.2 мкм, с одной бесцветной блестящей глобулой, 1.8—2.2 мкм диам., и жгутиком, 28—32 мкм длиной, обычно роятся некоторое время после выхода из спорангия.

Покоящиеся споры не известны.

Сапротроф на хитиновых субстратах.

Украина. — Европа, Сев. Америка (США).

4. **Rhizidium braunii** Zopf, Nova Acta Acad. Leop. Carol., 52 : 349, 1888.— *Rhizophlyctis braunii* (Zopf) Fischer, 1892. Табл. XIV, 1.

Зооспорангий шаровидный, яйцевидный, эллипсовидный или грушевидный, 12—24 мкм диам., с гладкой, тонкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды хорошо развитые, разветвленные, отходящие от одной булавовидной главной оси и оканчивающиеся в клетках водорослей-хозяев.

Зооспоры шаровидные или эллипсовидные, 2.7—4 мкм диам., с одной блестящей глобулой.

Покоящиеся споры шаровидные или широко-эллипсовидные, 9—16 мкм диам., с толстой двуслойной оболочкой, наружный слой прозрачный, желтоватый, внутренний — золотисто-коричневый, плотный, блестящий; образуются, по-видимому, бесполым путем, расположены на ризоидах так же как зооспорангии, содержимое крупно-зернистое, с одной латеральной жировой глобулой, прорастание не наблюдалось.

Паразит диатомовых водорослей в засоленных водоемах.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Германия).

5. **Rhizidium ramosum** Sparrow, Proc. Amer. Phil. Soc., 78 : 44, 1937. Табл. XIII, 2.

Зооспорангии шаровидные или эллипсовидные, 20—45 мкм диам., со слегка утолщенной бесцветной оболочкой, несущей несколько неправильных по форме блестящих выростов. Ризоиды толстые, отходящие от одной короткой главной оси.

Зооспоры эллипсовидные, 6 x 4 мкм, с латеральной бесцветной глобулой, выходят из зооспорангия компактной колонкой, после растворения одной апикальной папиллы.

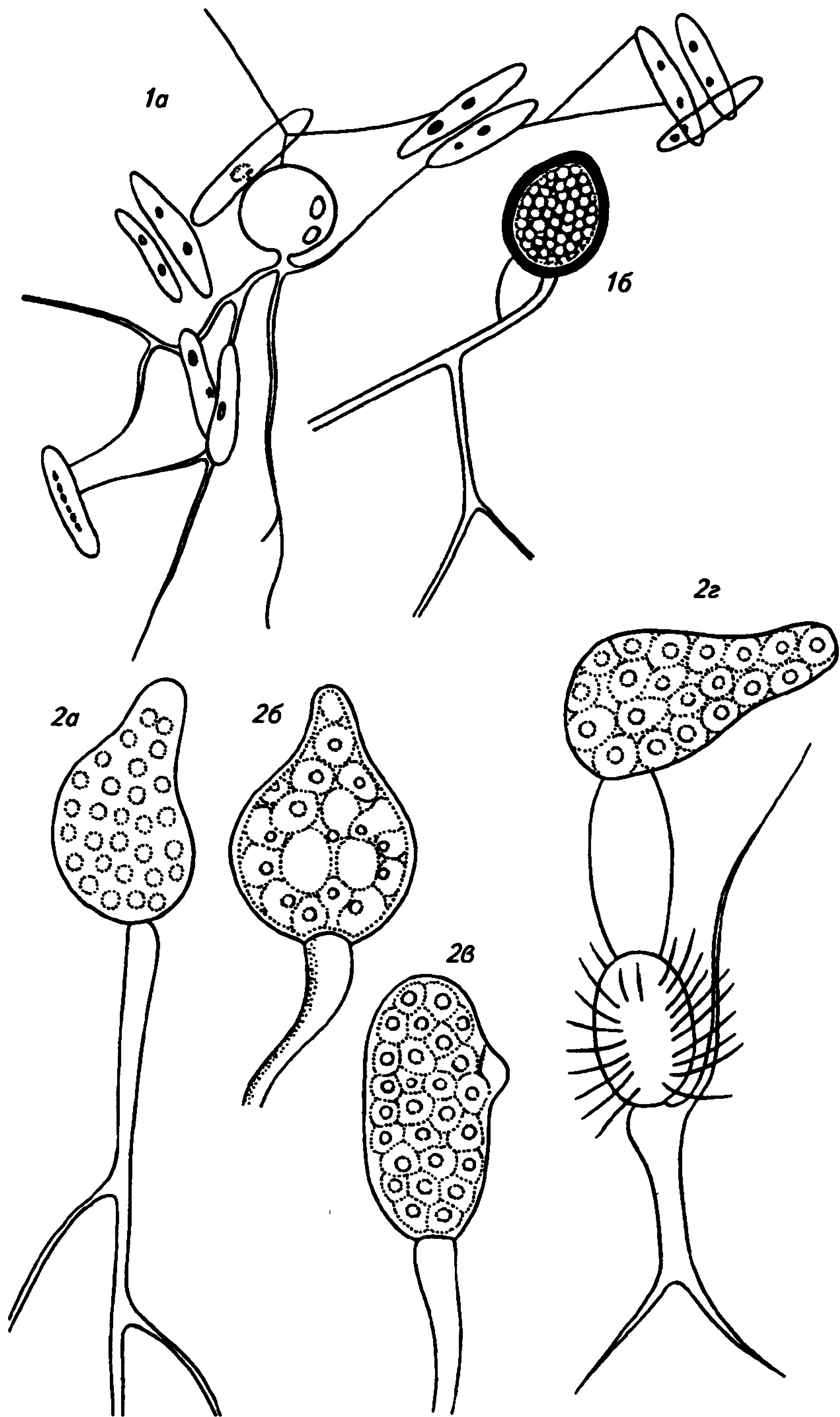
Покоящиеся споры не наблюдались.

Сапротроф на мертвых насекомых (*Phryganeidae*, *Chironomidae*, *Ephemeridae*) в пресной воде.

Европ. ч. — Европа (Дания), Сев. Америка (США).

6. **Rhizidium nowakowski** Karling, Amer. J. Bot., 31 : 255, 1944. — *R. mycophilum* Braun, sensu Nowak., 1876. Табл. XIV, 2.

Зооспорангий прямостоячий или слегка наклоненный по отношению к оси ризоидов, шаровидный, 15—10 мкм диам., грушевидный, 8 x 25—25 x 35 мкм, эллипсовидный или овальный, удлиненный, 15 x 28—40 x 90 мкм, с гладкой бесцветной оболочкой, с апофизой или без апофизы, апофиза овальная, веретеновидная или шаровидная, папилла крупная, 3 x 4 мкм.


1а
1б
2а
2б
2в
2г

Основная ось ризоидов широкая, до 6 мкм диам., 100—300 мкм в длину, ризоиды часто ветвящиеся, сужающиеся к концам.

Зооспоры шаровидные, 4—5 мкм диам., с крупной блестящей глобулой и жгутиком, 30—35 мкм длиной, выходят из спорангия в виде шаровидной массы, окруженной мембраной, некоторое время роятся и затем прорывают мембрану и уплывают.

Покоящиеся споры бесцветные, шаро- или эллипсовидные, 15—30 мкм диам., с двуслойной оболочкой, внутренний слой гладкий, наружный — опушенный тонкими длинными волосками, содержимое тонкогранулярное с одной крупной жировой глобулой, при прорастании функционируют как проспорангии.

Сапротроф в слизистом чехле *Chaetophora elegans*, выделен из почвы и воды на целлюлозные и хитиновые приманки.

Европ. ч. — Украина, Беларусь. — Европа, Сев. Америка (США).

## 5. Saccomyces Serb.

Бот. Зап., 24 : 162, 1907.

Лит.: Сербинов, 1907; Karling, 1977.

Таллом эпи- и эндобиотический, моноцентрический, состоит из эпибиотического репродуктивного органа и эндобиотической вегетативной системы. Из цисты зооспоры развивается грушевидный заостренный на вершине проспорангий, на котором как латеральный или субапикальный вырост образуется тонкостенный, иноперкулятный, эллипсовидный или трубчатый зооспорангий.

Вегетативная система состоит из апофизы и отходящего от нее мешковидного или лопастного гаустория.

Зооспоры с одной глобулой, освобождаются через разрыв тонкой оболочки зооспорангия.

Покоящиеся споры толстостенные шиповатые, расположены на талломе как зооспорангии, развиваются бесполым путем.

Тип рода: *S. dangeardii* Serb., 1907.

Род монотипный, единственный вид рода является паразитом цист *Euglena*.

Спэрроу (Sparrow, 1960) относит к этому роду еще один организм, описанный Новаковским как *Polyphagus endogena* (Nowakowski, 1878), рассматривает его как идентичный *S. dangeardii*, и изменяет название последнего на *S. endogenus* (Nowak.) Sparrow. Однако организм, описанный Новаковским, по строению вегетативной системы отличается от *S.*

---

**Таблица XIV**

*Rhizidium braunii* (по: Zopf, 1887): *а* — молодой интербиотический таллом, паразитирующий на нескольких особях *Pinnularia*; *б* — покоящаяся спора с ризоидами; *2* — *R. nowakowski* (по: Nowakowski, 1876; Karling, 1944): *а* — таллом с грушевидным зооспорангием и одной осью ризоидов; *б* — зооспорангий на начальной стадии развития зооспор; *в* — зрелый зооспорангий с латеральной папиллой; *г* — проросшая, шиповатая покоющаяся спора.

*dangeardii*, и такое переименование является на наш взгляд необоснованным и излишним.

Saccomyces dangeardii Serbinow, Бот. Зап., 24 : 162, 1907; *S. endogenus* (Nowak.) Sparrow, 1960. Табл. XV.

Проспорангий грушевидный, 5 мкм высотой и 3 мкм в диам., с заостренной вершиной и тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой. Зооспорангий эллипсовидный или трубчатый, иногда разветвленный, 15—30 мкм длиной и 8—10 мкм в диам., с тонкой, быстро разрушающейся оболочкой. Эндобиотическая часть таллома состоит из апофизы, от которой отходит гаусторий, состоящий из 2—4 толстых лопастей. Зооспоры шаровидные, 2 мкм в диам., с бесцветной глобулой и длинным жгутиком, освобождаются при разрыве оболочки спорангия.

Покоящаяся спора шаровидная, 10 мкм в диам., с толстой оболочкой, покрытой короткими коническими шипами, прорастание не наблюдалось.

Паразит на *Euglena viridis*.

Европ. ч. (Лен.).

## 6. Rhizophydium Schenk

Verhandl. Phys. Med. Gesell. Wurzburg, 8 : 245, 1858. — *Phlyctidium* Rab., 1868; *Rhizophyton* Zopf, 1888; *Tylochytrium* Karling, 1939; *Hapalopera* Fott, 1942.

Лит.: Couch, 1935; Canter, 1950, 1954; Karling, 1946, 1968; Barr, 1969.

Таллом состоит из эпибиотического зооспорангия и эндобиотической вегетативной системы, имеющей вид разветвленных ризоидов, неразветвленного ризоида или пальцевидного, булавовидного или дисковидного гаустория. Гаустории характерны для паразитных видов, а разветвленные ризоиды для сапротрофов.

Зооспорангии иноперкулятные, сидячие или на экстраматрикальной ножке, одно- или многопоровые, различной формы, чаще всего яйцевидные, шаровидные, грушевидные, с бесцветной, гладкой или орнаментированной оболочкой. У зрелых спорангиев перед выходом зооспор одна или несколько папилл, закрывающих поры и растворяющихся при освобождении зооспор. У некоторых видов при выходе зооспор оболочка зооспорангия разрушается полностью или частично.

Зооспоры начинают активно двигаться внутри спорангия и активно выходят по одной через поры или освобождаются в виде массы неподвижных тел, постепенно приобретающих подвижность уже за пределами зооспорангия. При последнем способе освобождения зооспор папилла вздувается и превращается в мембрану, ограничивающую шаровидное пространство, внутрь которого мигрирует масса зооспор, после разрыва мембраны зооспоры уплывают. Зооспоры преимущественно шаровидные или яйцевидные, 2—7 мкм в диам., как правило, с одной жировой глобулой.

Покоящиеся споры у большинства видов формируются бесполым путем и расположены по отношению к субстрату так же, как зооспорангии.

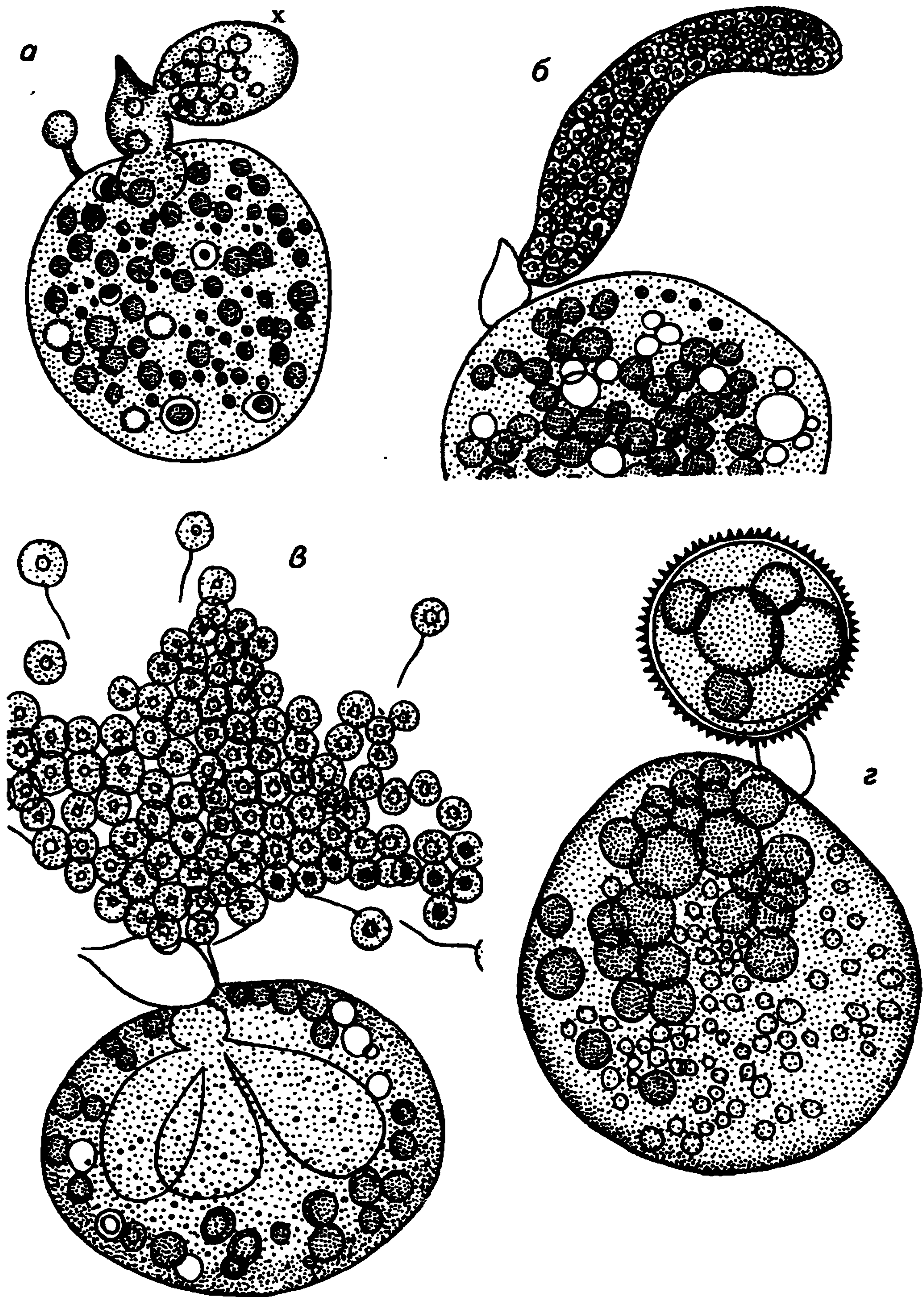



**Таблица XV**

*1* — *Saccomyces dangeardii* (по: Сербинов, 1907): *а* — проспорангий с зооспорангием, находящимся в начальной стадии развития на *Euglena viridis*; *б* — проспорангий со зрелым зооспорангием; *в* — выход зооспор; *г* — шиповатая покоящаяся спора.

У некоторых видов известно половое размножение в виде анизопланогамии или гаметангиогамии, при которой планоспоры прорастают на субстрате и превращаются в гаметангии. Один из гаметангиев образует конъюгационную трубку и отдает свое содержимое другому. Из образовавшейся зиготы развивается покоящаяся спора.

Покоящиеся споры различной формы и размеров с гладкой, бородавчатой или шиповатой оболочкой, при прорастании функционируют как проспорангии или как спорангии.

Тип рода: *R. globosum* (Braun) Rab.

Виды рода распространены повсеместно, являются паразитами пресноводных и морских водорослей, грибов, спор мхов, корней и пыльцевых зерен высших растений, беспозвоночных животных, и сапротрофами в почве и воде на различных органических субстратах. Многие виды растут в чистой культуре.

Второй по величине (после *Synchytrium*) род порядка *Chytridiales*, насчитывает 166 видов вместе с видами, ранее включавшимися в род *Phlyctidium*, который был объединен с *Rhizophydium*, так как было показано, что признак, на основе которого разделялись эти роды, варьирует в пределах вида (Karling, 1977).

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ.*

1. Оболочка зооспорангия сохраняется после выхода зооспор . . . 2.
— Оболочка зооспорангия целиком или частично разрушается после выхода зооспор . . . . . . . . . . . . . . . . . . . .21.
2. Зооспорангий шаровидный, лимоновидный, яйцевидный, урновидный . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
— Зооспорангий грушевидный, веретеновидный, колбовидный . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15.
— Зооспорангий обратно-грушевидный, обратнояйцевидный (дистальная часть шире проксимальной) . . . . . . . . . . . . 18.
— Зооспорангий неправильной формы, лопастной, угловатый . . 20.
3. Зооспорангий с одной папиллой . . . . . . . . . . . . . 4.
— Зооспорангий с несколькими папиллами . . . . . . . . . 10.
4. Папилла расположена апикально . . . . . . . . . . . . . 5.
— Папилла расположена латерально . . . . . . 24. **R. punctatum.**
5. Оболочка зооспорангия гладкая . . . . . . . . . . . . . . 6.
— Оболочка зооспорангия покрыта волосками . . . 6. **R. chaetiferum.**
6. Зооспорангий лимоновидный с небольшой апикальной папиллой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 19. **R. mammilatum.**
— Зооспорангий шаровидный с широкой папиллой, после выхода зооспор — урновидный . . . . . . . . . . . . . . . . . 7.
7. Покоящаяся спора с бесцветной оболочкой . . . . . . . . . 8.
— Покоящаяся спора с окрашенной оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20. **R. megastomum.**
8. Покощаяся спора с волнистой оболочко . . . . 10. **R. dangeardii.**
— Покоящаяся спора с гладкой оболочкой . . . . . . . . . . 9.
9. Зооспоры мелкие, 1.5—2 мкм диам., паразит водорослей . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 25. **R. sphaerocarpum.**

— Зооспоры до 4 мкм диам., на упавшей в воду пыльце высших растений . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 23. **R. pollinis-pini.**
10. Зооспорангии сидячие . . . . . . . . . . . . . . . 11.
— Зооспорангии часто на короткой ножке . . . . . 17. **R. irregulare.**
11. Зооспорангии шаровидные . . . . . . . . . . . . . . 12.
— Зооспорангии овальные, яйцевидные, лимоновидные . . . . 13.
12. Покоящиеся споры шиповатые . . . . . . . . . 13. **R. globosum.**
— Покоящиеся споры с чешуйчатой оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 27. **R. squamosum.**
— Покоящиеся споры с волнистой оболочкой . . . . 29. **R. undatum.**
— Покоящиеся споры не образуются . . . . . 26. **R. sphaerotheca.**
13. На вершине зооспорангия 2 трубчатых выроста . . 16. **R. hyanaldi.**
— Зооспорангии без выростов . . . . . . . . . . . . . . . 14.
14. Покоящаяся спора многогранная с выступающими углами и 1 или 2 сопровождающими клетками . . . . . . . 15. **R. goniosporum.**
— Покоящаяся спора овальная или шаровидная . . . 18. **R. laterale.**
15. Зооспорангий с длинной воронковидно расширенной выводной трубкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. **R. ampullaceum.**
— Зооспорангий без выводной трубки . . . . . . . . . . . 16.
16. Зооспорангий веретеновидный, иногда на ножке . . . 11. **R. fusus.**
— Зооспорангий грушевидный, сидячий . . . . . . . . . . 17.
17. Зооспорангий 6—8 мкм в диам., зооспоры мелкие, 1.5 мкм диам. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7. **R. chlorogonii.**
— Зооспорангии до 16 мкм диам, зооспоры 2—2.5 мкм диам. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. **R. acuforme.**
18. Зооспорангий очень маленький, 5—6 мкм диам., с 2—4 зооспорами . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 21. **R. minutum.**
— Зооспорангий более крупный . . . . . . . . . . . . 19.
19. Покоящиеся споры с гладкой оболочкой, образуются половым путем при конъюгации двух талломов . . . . . . . . 22. **R. ovatum.**
— Покоящаяся спора орнаментирована короткими палочковидными выростами . . . . . . . . . . . . . 14. **R. granulosporum.**
20. Зооспорангий неправильной формы, распростертый по субстрату, зооспоры двигаются только амебоидно . . . . 4. **R. anatropum.**
— Зооспорангий сидячий или на ножке с выступающими лопастями . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12. **R. gibbosum.**
— Зооспорангий в начале шаровидный, в зрелом состоянии угловатый . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 28. **R. subangulosum.**
21. Папиллы не развиваются . . . . . . . . . . . . . . . 22.
— Имеется апикальная папилла . . . . . . . . . . 2. **R. agile.**
22. Зооспорангий сидячий . . . . . . . . . . . . . . . 23.
— Зооспорангий на ножке . . . . . . . . . . . . 8. **R. clinopus.**
23. Зооспорангий грушевидный или эллипсовидный, погруженный в слизистый чехол хозяина, на видах *Eudorina* . . 5. **R. beauchampi.**
— Зооспорангий обратно-грушевидный, на *Cyclotella* и пыльце высших растений . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9. **R. cyclotella.**

(1). **Rhizophydium acuforme** (Zopf) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen-Fl., 1 : 93, 1892. — *Rhizidium acuforme* Zopf, 1884.

Спорангий сидячий, широко-грушевидный, 6—16 мкм диам., с одной апикальной папиллой и тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды тонкие разветвленные, отходящие от одной главной оси. Зооспоры 2—2.5 мкм диам., с одной бесцветной глобулой, выходят через апикальную пору, образующуюся при растворении папиллы.

Покоящаяся спора сидячая, шаровидная, обычно меньше спорангия, с гладкой, утолщенной оболочкой и крупной глобулой. Прорастание не наблюдалось.

Паразит на подвижных клетках *Chlamydomonas* sp., *Palmodiction* sp.

Европа (Чехословакия), Сев. Америка (США).

2. **Rhizophydium agile** (Zopf) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen.-Fl., 1 : 96, 1892. — *Rhizophyton agile* Zopf, 1888.

Зооспорангии одиночные или в группах на поверхности слизистого чехла клетки хозяина, сидячие, варьируют по форме, широкогрушевидные, иногда несколько угловатые, с закругленными углами, обычно не превышают 10—15 мкм в диам., часто с оттянутым в виде конуса основанием, с маленькой, слегка выступающей апикальной папиллой и тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой, разрушающейся после выхода зооспор. Ризоиды сильно ветвящиеся, отходящие от конца длинной ножки, проходящей через слизистый чехол хозяина.

Зооспоры шаровидные, до 50 в одном спорангии, с одной крупной жировой глобулой или двумя мелкими, двигаются быстро, зигзагообразно, способны к амебоидному движению.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит *Chroococcus turgidus*, в природных условиях вызывает эпидемии водорослей и поражает до 75% особей в культуре.

Аркт. (Полярный Урал), Европ. ч. (Лен.), Дальний Восток (Курильские о-ва) — Европа (Германия).

Паразит вызывает раздувание слизистого чехла и обесцвечивание содержимого клеток хозяина.

3. **Rhizophydium ampullaceum** (Braun) Fischer, Rabenhorst Kryptogamen.-Fl., 1 : 101, 1892. — *Chytridium ampullaceum* Braun, 1856; *Olpidium ampullaceum* (Braun) Sorokin, 1883.

Зооспорангии расположены группами, сидячие или реже на короткой ножке, шаровидные, 6—8 мкм диам., с гладкой, тонкой, бесцветной оболочкой и апикальной выводной трубкой, 4—5 мкм длиной и 2 мкм диам. Ризоиды хорошо развитые, разветвленные. Зооспоры с одной глобулой, выходят через воронковидно-расширенный конец выводной трубки.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит на нитчатых водорослях из родов *Mougeotia*, *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Cladophora*, выделен из почвы на пыльцу сосны.

Европ. ч. (Лен., Моск.) — Латвия. — Европа (Великобритания), Африка.

(4). **Rhizophydium anatropum** (Braun) Karling, Iconographia Chytridiomycetarum : 65, 1977. — *Chytridium anatropum* Braun, 1856; *Phlyctidium anatropum* (Braun) Rab., 1868. Табл. XVI, 1.

Зооспорангии сидячие, распростертые или прямостоячие, неправильной формы, широко-грушевидные, яйцевидные, асиметричные, изогнутые, реже симметричные, прикрепленные более узким концом к клетке водоросли, 5—14 мкм шириной, 15—33 (реже 50) мкм длиной, оболочка тонкая, гладкая, бесцветная. Гаусторий очень маленький, округлый.

Зооспоры удлиненные, 5 x 2 мкм, с маленькой жировой глобулой, освобождаются через одну или две поры, образующиеся на обеих концах спорангия, некоторое время остаются неподвижными, затем переходят к ярко выраженному амебоидному движению с образованием псевдоподий, движение зооспор с помощью жгутика не наблюдалось.

Покоящиеся споры шаровидные или яйцевидные, с гладкой, толстой, светло-коричневой оболочкой, 10 мкм диам., содержимое с несколькими жировыми глобулами, гаусторий такой же, как у спорангия. Прорастание не наблюдалось.

Паразит водорослей из родов *Chaetophora*, *Oscillatoria*, *Stigeoclonium*, *Tribonema*.

Европа (Венгрия, Германия), Сев. Америка (США).

(6). **Rhizophydium chaetiferum** Sparrow, Occ. Papers Boston Soc. Nat. Hist., 8 : 295, 1937.

Зооспорангии шаровидные или почти шаровидные. 12 мкм диам., бесцветные, верхняя половина оболочки покрыта тонкими разветвленными или не разветвленными волосками, 30—50 мкм длиной. Ризоиды тонкие, сильно ветвящиеся, отходящие от конца тонкой проростковой трубки.

Зооспоры шаровидные, 3 мкм диам., с одной глобулой и одним задним жгутиком, освободжаются после растворения апикальной или субапикальной папиллы, отверстие, образованное в результате этого, значительно расширяется после выхода зооспор.

Покоящиеся споры эпибиотические шаровидные или овальные, 12 мкм диам., с утолщенной оболочкой, покрытой короткими выростами, длинными волосками или и тем и другим, содержимое с одной крупной жировой глобулой. Прорастание не наблюдалось.

Сапротроф на отмирающих талломах *Cladophora*, *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Bulbochaete*, *Chara*.

Европа (Чехословакия), Сев. Америка (США).

7. **Rhizophydium chlorogonii** Jacz., Ячевский А.А., Ячевский П.А., Определитель грибов, т.1, Фикомицеты : 38, 1931.

Зоoспорангий широкогрушевидный, сидячий, 6—8 мкм диам. с маленькой выступающей апикальной папиллой и тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой. Гаусторий маленький, шаровидный.

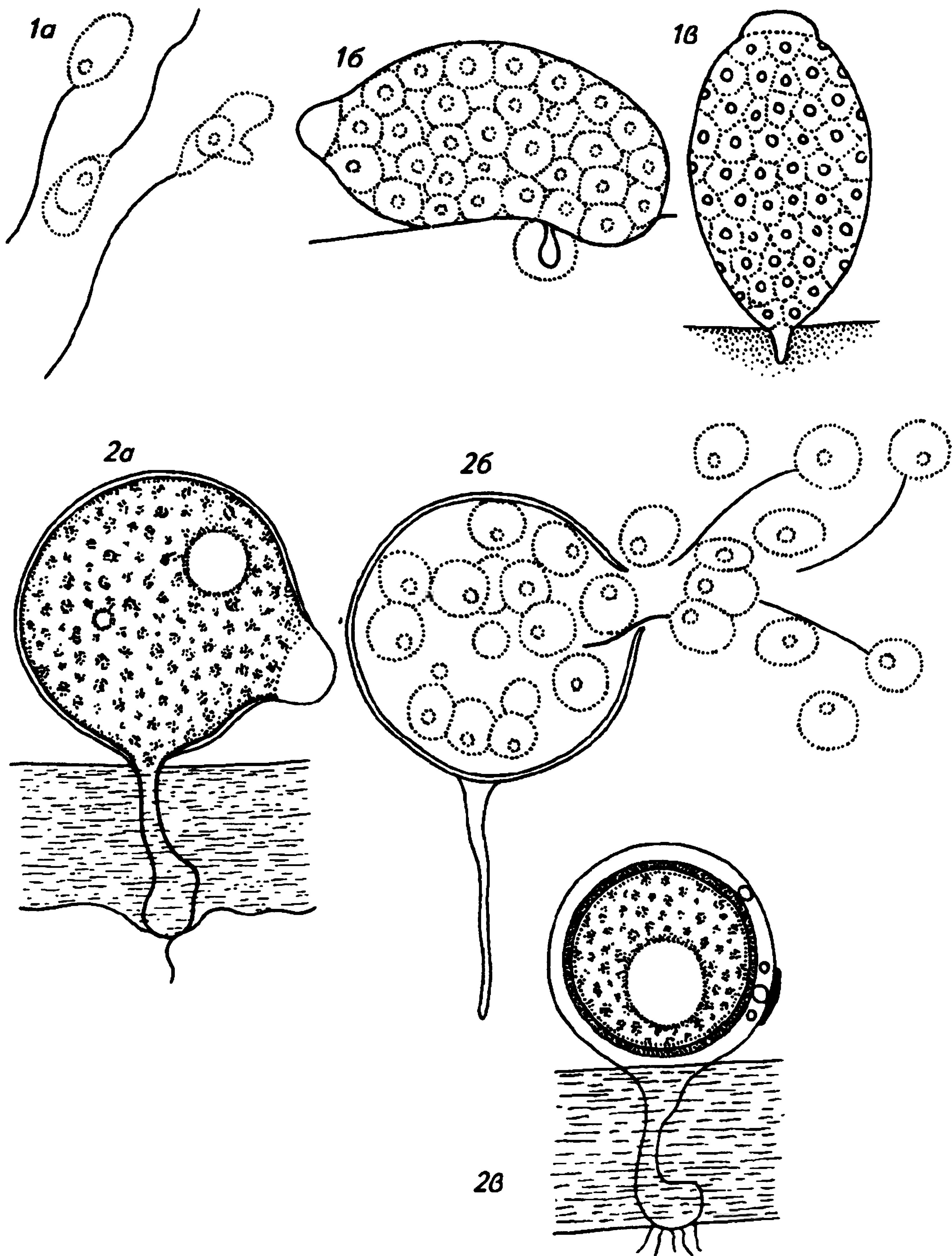



**Таблица XVI**

*1* — *Rhizophydium anatropum* (по: Couch, 1935): *а* — зооспора; *б* — анатропный зооспорангий; *в* — прямой зооспорангий; *2* — *R. laterale* (по: Karling, 1938б): *а* — зрелый зооспорангий с латеральной папиллой; *б* — раскрытый зооспорангий с выходящими зооспорами; *в* — покоящаяся спора.

Зооспоры мелкие, шаровидные, 1.5 мкм диам., с маленькой бесцветной, блестящей глобулой, начинают активно двигаться внутри спорангия и выходят по одной через маленькую апикальную пору.

Покоящиеся споры не наблюдались.

На отмирающих талломах зеленой водоросли *Chlorogonium* sp.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Великобритания).

(8). **Rhizophydium clinopus** Scherff., Arch. Protistenk., 73 : 141, 1931.

Зооспорангий обратно-яйцевидный или обратно-грушевидный, 11—24 х 6—19 мкм, с широкой более или менее выраженной ножкой, несколько наклоненной по отношению к основной оси спорангия.

Ризоид неразветвленный, 1 мкм диам. Зооспоры многочисленные, шарообразные, 3 мкм диам., с бесцветной глобулой и длинным жгутиком, освобождаются из спорангия при растворении верхней половины его оболочки. Двигаются скачкообразно или амебоидно.

Покоящиеся споры шаровидные с уплощенным основанием, 8 мкм диам., сидячие, с толстой, гладкой, бесцветной оболочкой и одной бесцветной блестящей глобулой, 5 мкм диам., прорастание не наблюдалось.

На поврежденных особях диатомовых водорослей из родов *Cymatopleura*, *Nitzchia*, *Cymbella*, *Navicula*.

Европа (Австрия, Венгрия).

Вид сходен с представителями рода *Podochytrium* по морфологии спорангия, но отличается по способу освобождения зооспор, при котором происходит разрушение верхней половины спорангия.

(9). **Rhizophydium cyclotella** Zopf, Abhandl. Naturforsch. Gesell. Halle, 17 : 94, 1887.

Зооспорангии сидячие, одиночные или в группах, субшаровидные или широко-обратно-грушевидные, до 12 мкм диам., с гладкой тонкой оболочкой, которая коллапсирует и исчезает после выхода зооспор. Ризоиды тонкие, отходящие от одной общей оси.

Зооспоры шаровидные, 1.8—2.5 мкм диам., с довольно крупной боковой бесцветной глобулой и тонким жгутиком, выходят через 1—3 маленьких поры, способны к амебоидному движению.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит водорослей *Cyclotella*, *Chaetoceras*, а также на пыльце сосны и спорах *Lycopodium*.

Европа (Германия, Венгрия).

10. **Rhizophydium dangeardii** (Serb.) Jacz., — *Phlyctidium dangeardii* Serb., 1907; *Tylochytrium dangeardii* (Serb.) Karling, 1942.

Зооспорангий сидячий на проспорангии хозяина, шаровидный или яйцевидный, с гладкой, бесцветной, двуслойной оболочкой и небольшой апикальной папиллой. Вегетативная часть — мешковидный гаусторий, зоосопры яйцевидные с одной небольшой глобулой, выходят через небольшую пору, образующуюся после растворения папиллы.

Покоящиеся споры шаровидные, расположены так же, как спорангии, толстостенные, внутренний слой оболочки гладкий, наружный — волнистый. Прорастание не наблюдалось.

Паразит на проспорангиях хитридиевого гриба *Saccomyces dangeardii.*

Европ. ч. (Лен.).

11. **Rhizophydium fusus** (Zopf) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen.-Fl., 1 : 99, 1892. — *Rhizidium fusus* Zopf, 1884.

Зооспорангий сидячий или на короткой ножке, широко- или узко-веретеновидный, обычно слегка наклоненный, 10—20 мкм высотой, 3—8 мкм диам. в средней части, оболочка тонкая, гладкая, бесцветная. Ризоиды длинные, сильно ветвящиеся, отходящие от одной утолщенной главной оси и захватывающие одну или несколько клеток хозяина.

Зооспоры шаровидные, 2—2.5 мкм диам., с бесцветной глобулой, выходят через маленькую, апикальную, часто слегка выступающую пору в оболочке спорангия.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит водорослей из родов *Melosira, Cymbella, Gomphonema, Pinnularia, Synedra.*

Латвия. — Европа (Германия, Франция, Бельгия, Великобритания, Венгрия, Швеция), Азия (Япония).

Этот вид вызывает значительное повреждение клеток хозяина, у которого разрушается ядро и хлоропласты, цитоплазма становится оливковой или коричневой.

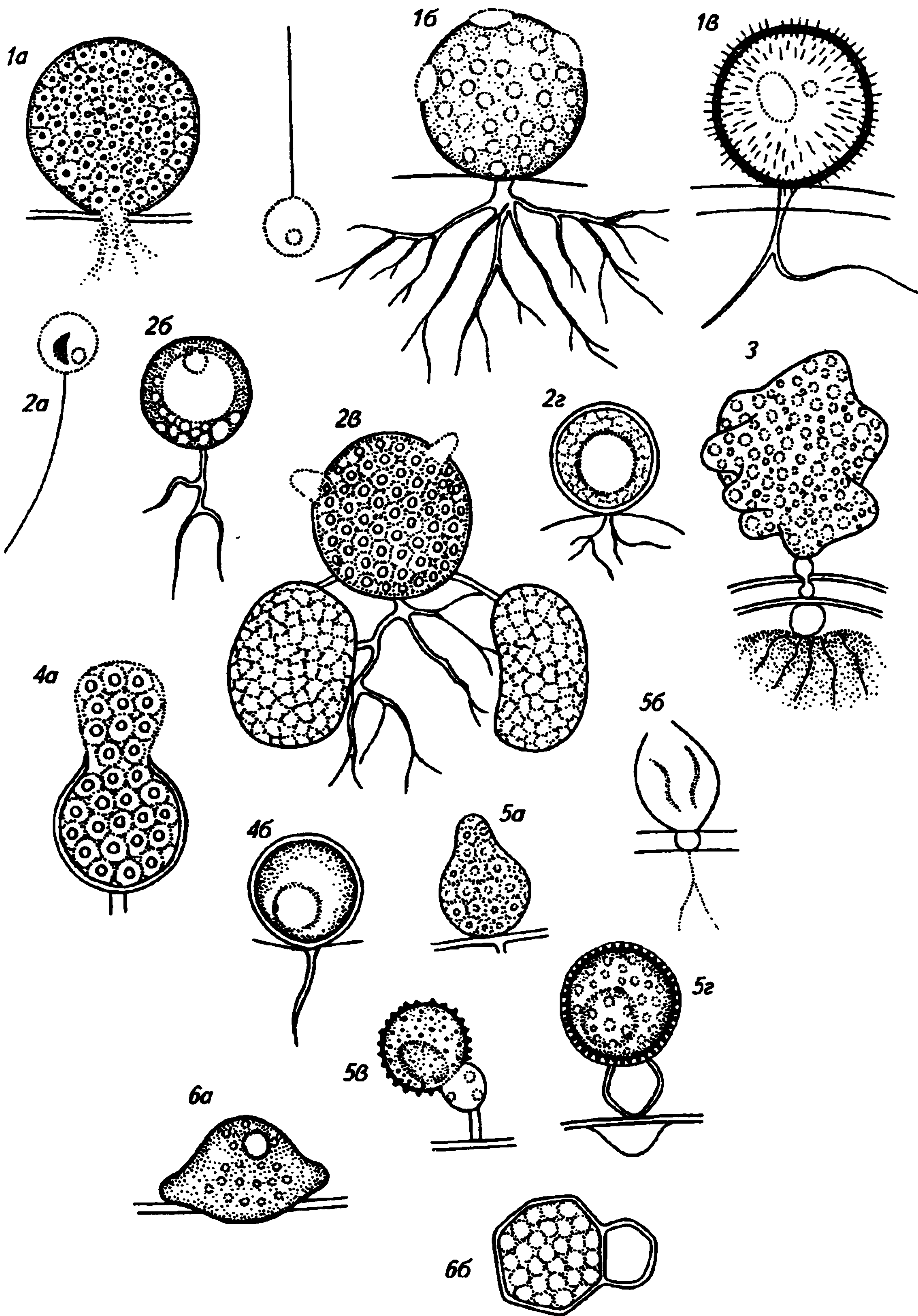
12. **Rhizophydium gibbosum** (Zopf) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen.-Fl., 1 : 102, 1892. — *Rhizophyton gibbosum* Zopf, 1888. Табл. XVII, 3.

Зооспорангий сидячий, иногда на ножке, прямой или наклоненный, яйцевидный, грушевидный или веретеновидный, с несколькими выступающими лопастями, придающими спорангию характерный горбатый вид. Зооспорангии, если малочисленны, достигают 25—45 мкм в длину, при большом скоплении в клетке хозяина они мельче — 11 x 8 мкм. Оболочка утолщенная, бесцветная, папилла довольно широкая, расположена апикально. Ризоиды разветвленные, отходящие от одной оси, иногда слегка вздутой. Зооспоры шаровидные, 2.5—3.9 мкм диам., с тонким жгутиком и несколькими мелкими, бесцветными глобулами, выходят из спорангия после растворения папиллы.

---

**Таблица XVII**

*1 — Rhizophydium globosum* (по: Сербинов, 1907): *а* — молодой таллом; *б* — зооспорангий с папиллами и ризоидами; *в* — шиповатая покоящаяся спора; *2 R. pollinis-pini* (по: Zopf, 1887): *а* — зооспора; *б* — молодой таллом; *в* — зрелый зооспорангий на пыльце сосны; *г* — покоящаяся спора; *3 — R. gibbosum* (по Zopf, 1887): зооспорангий с апофизами и ризоидами на яйце коловратки; *4 — R. sphaerocarpum* (по: Zopf, 1884): *а* — раскрытый зооспорангий с выходящими зооспорами; *б* — покоящаяся спора; *5 — R. granulosporum* (по: Sparrow, 1939): *а* — зрелый зооспорангий; *б* — пустой зооспорангий; *в* — начальная стадия развития покоящейся споры из зиготы, расположенной на мужском талломе; *г* — зрелая покоящаяся спора с остатком мужского таллома в основании; *6 — Rh. goniosporum* (по: Scherffel, 1925): *а* — зооспорангий; *б* — покоящаяся спора с пустой мужской клеткой.


1а
1б
1в
2а
2б
2в
2г
3
4а
4б
5а
5б
5в
5г
6а
6б

Покоящиеся споры неправильной формы, 6—12 мкм диам., гладкие, бесцветные, с несколькими крупными глобулами в цитоплазме. Прорастание не наблюдалось.

Паразит водорослей из родов *Penium*, *Cylindrocystis*, *Phycastrum*, *Navicula*, *Spirogyra*, так же на коловратках, яйцах коловраток и нематодах.

Дальний Восток (Курильские о-ва). — Сев. Америка (США), Южн. Америка (Бразилия).

13. **Rhizophydium globosum** (Braun) Rab., Flora Europea algarum, 3 : 280, 1868. — *Chytridium globosum* Braun, 1856; *Phlyctidium globosum* (Braun) Sorokin, 1883. Табл. XVII, 1.

Зооспорангий сидячий, шаровидный, 12—50 мкм диам., с гладкой, бесцветной, двухконтурной оболочкой, с 2—4 выступающими папиллами в верхней половине спорангия. Ризоиды длинные, разветвленные, отходящие от короткой общей оси или непосредственно от проростковой трубки.

Зооспоры очень многочисленные, эллипсовидные, 2—3 мкм диам., выходят по одиночке через одну апикальную пору или через 2—4 плоских или слегка приподнятых пор в верхней части спорангия.

Покоящаяся спора сидячая, шаровидная, 25—30 мкм диам., с толстой коричневатой оболочкой, покрытой тонкими короткими шипами, прорастание не наблюдалось.

Паразит водорослей из различных семейств, встречается также на упавшей в воду пыльце высших растений.

Европ. ч. — Европа, Азия, Африка.

Вид широко распространен во всем мире и отмечен на множестве видов водорослей. Поселяется, как правило, на живых водорослях и вызывает отмирание их клеток, способен так же к сапротрофному образу жизни.

(14). **Rhizophydium granulosporum** Scherff., Arch. Protistenk., 53 : 44, 1925. Табл. XVII, 5.

Зооспорангий сидячий, широкогрушевидный, 7—14 мкм высотой, 5—9 мкм диам., обычно наклоненный к поверхности клетки хозяина, с тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды тонкие, слабо развитые, отходящие от одной оси.

Зооспоры яйцевидные, 3 мкм диам., с крупной, бесцветной, боковой глобулой и длинным жгутиком, выходят через широкую пору, образованную при растворении апикальной или латеральной папиллы.

Покоящаяся спора шаровидная, 5—7 мкм диам., с толстой, бесцветной оболочкой, покрытой короткими палочковидными выростами, расположена на вершине или сбоку сопровождающей клетки, 2.5—3 мкм диам., шаровидной или удлиненной, сидячей или на короткой экстраматрикальной ножке, от которой отходит неразветвленный ризоид.

Паразит на *Tribonema bombicina*.

Европа (Венгрия), Сев. Америка (США).

(15). **Rhizophydium goniosporum** Scherff., Arch. Protistenk., 53 : 20, 1925. Табл. XVII, 6.

Зооспорангий сидячий, широколимоновидный или широко-яйцевидный, иногда неправильной формы со слегка уплощенной верхней поверхностью, расположен длинной осью параллельно поверхности клетки хозяина, 5—11 мкм высотой, 7—16 мкм шириной, с двумя (реже одной) латеральными, противоположно направленными папиллами. Ризоиды тонкие, разветвленные.

Зооспоры яйцевидные или палочковидные, 3—6 x 2—3 мкм, с латерально расположенной бесцветной глобулой и коротким жгутиком, выходят при помощи амебоидного движения через поры, образованные в результате растворения папилл, движение с помощью жгутика быстрое, плавное.

Покоящаяся спора многогранная, 6—8-угольная на оптическом срезе, с толстой бесцветной оболочкой, содержит многочисленные блестящие глобулы. Сопровождающие клетки, 1 или 2, шаровидные или яйцевидные, 3 мкм диам., находятся в непосредственном контакте с женским талломом (покоящейся спорой), в которую переходит их содержимое при оплодотворении, после чего они отделяются септой.

Паразит *Tribonema bombicina*, *Zygnema* sp.

Европа (Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (США).

(16). **Rhizophydium hyanaldii** (Schaarschmidt) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen.-Fl., 1 : 92, 1892. — *Phlyctidium hyanaldi* Schaarschmidt, 1883.

Зооспорангий сидячий, удлиненно-яйцевидный или грушевидный, с закругленным основанием и раздвоенной на два широких трубчатых выроста вершиной, при сильном расхождении выростов спорангий приобретает треугольную форму. Ризоид тонкий, неразветвленный.

Зооспоры немногочисленные, 8—10 в одном спорангии, эллипсовидные, 2 мкм диам., с длинным жгутиком и латерально расположенной глобулой, выходят наружу по одной через поры, образующиеся на концах выростов спорангия, двигаются скачкообразно.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит *Ulotrix zonata*, *Spirogyra maxima*, *Hormiscia uniflexa*.

Европа (Венгрия).

(17). **Rhizophydium irregulare** (de *Wild.*) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen.-Fl., 1 : 105, 1892. — *Phlyctidium irregulare* de Wild., 1890.

Зооспорангий лимоновидный или яйцевидный, 11—14 x 8—12 мкм, сидячий или на короткой ножке, расположен длинной осью параллельно поверхности клетки-хозяина, с двумя (иногда одной) противоположно направленными латеральными папиллами, 3.2—3.8 мкм шириной и 1.2—1.5 мкм высотой. Ризоид неразветвленный, 2.7—4 мкм диам. Зооспоры шаровидные, 3.5 мкм диам., с боковой бесцветной глобулой и жгутиком, 8 мкм длиной, выходят наружу после растворения одной из папилл.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит диатомовых водорослей из родов *Hantchia*, *Gomphonema*.

Европа (Венгрия, Австрия, Бельгия).

18. **Rhizophydium laterale** (Braun) Rab., Flora Europea algarum, 3 : 281, 1868. — *Chytridium laterale* Braun, 1856; *Phlyctidium laterale* (Braun) Sorokin, 1883; *R. karlingii* Sparrow, 1960. Табл. XVI, 2.

Зооспорангий шаровидный, слегка уплощенный или овальный, 9—18 мкм диам., иногда несет на поверхности остаток цисты зооспоры, с 1—3 папиллами; если папилла одна, то расположена сублатерально или у основания спорангия, другие папиллы расположены латерально, реже апикально, оболочка спорангия гладкая, очень тонкая. Эндобиотическая часть таллома состоит из расширенного гаустория, 4 мкм диам. и 4—12 мкм длиной, от которого отходят тонкие разветвленные ризоиды.

Зооспоры почти шаровидные, 2.5—3.2 мкм диам., с маленькой блестящей базальной глобулой и жгутиком, 12—15 мкм длиной, выходят из спорангия после растворения папилл через поры, 3—5 мкм диам.

Покоящиеся споры овальные, удлиненные или шаровидные, 8—15 мкм диам., желтоватые или желто-коричневые, иногда несущие остаток цисты зооспоры, с гладкой оболочкой; содержимое без крупной жировой глобулы, прорастание не наблюдалось.

На живых и мертвых талломах водорослей *Ulotrix zonata*, *Ulotrix* sp., *Stigeoclonium* sp.

Европ. ч. (Лен., Моск.), Дальний Восток (Курильские о-ва). — Латвия. — Европа (Германия, Великобритания).

19. **Rhizophydium mammilatum** (Braun) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen.-Fl., 1 : 93, 1892. — *Chytridium mammilatum* Braun, 1856.

Зооспорангий сидячий, удлиненно-яйцевидный, узко- или широколимоновидный, 10—22 мкм диам. и 10—33 мкм высотой, с более или менее выступающей апикальной папиллой и гладкой, бесцветной, слегка утолщенной оболочкой. Ризоиды короткие, тонкие, разветвленные, отходящие от одной общей оси.

Зооспоры шаровидные или несколько яйцевидные, 2—4 мкм диам., с маленькой боковой глобулой и длинным жгутиком, выходят через маленькую апикальную пору.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит водорослей из родов *Coleochaete*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia*, *Conferva*, *Tribonema*, *Cladophora*, *Ulotrix*, *Spirogyra*.

Европ. ч., Аркт. (о. Врангеля). — Латвия. — Европа.

20. **Rhizophydium megastomum** Sparrow, Aquatic Phycomycetes : 148, 1943.

Зооспорангий сидячий, шаровидный или эллипсовидный, после выхода зооспор — урновидный, 16—70 мкм диам., с широкой апикальной папиллой и гладкой, бесцветной, двухконтурной оболочкой. Эндобиотическая часть — в виде короткого, дистально расширенного гаустория.

Зооспоры в начале периода движения шаровидные, позднее — грушевидные, 6.5 мкм диам., с бесцветной глобулой и длинным жгутиком, во время периода роения увеличиваются в размерах до 10—15 мкм диам., начинают двигаться внутри спорангия и выходят через широкую апикальную пору, окруженные слоем слизи.

Покоящиеся споры почти шаровидные, 16—26 мкм диам., с толстой, коричневатой наружной оболочкой и тонкой, волнистой внутренней, эндобиотическая часть как у спорангия, прорастание не наблюдалось.

Паразит на вегетативных клетках и гетероцистах *Anabaena flosaquae*.

Европ. ч. (Лен.).

Этот вид основан на образце А.А.Райченко (1902), ошибочно описанном как *Rhizophydium sphaerocarpum*.

(21). **Rhizophydium minutum** Atkinson, Bot. Gaz., 48 : 328, 1909.

Зооспорангии обратно-грушевидные или колбовидные, 5—6 мкм диам., с широкой апикальной папиллой и несколькими тонкими ризоидами, отходящими от основания спорангия внутрь клетки хозяина.

Зооспоры, по 2—4 в спорангии, 2.5 мкм диам., с одной жировой глобулой, выходят через широкую апикальную пору, образующуюся после растворения папиллы.

Паразит на *Spirogyra varians* и на упавшей в воду пыльце сосны.

Европа (Венгрия), Азия (Индия), Южная Африка, Сев. Америка (США).

(22). **Rhizophydium ovatum** Couch, Mycologia, 27 : 168, 1935.

Зооспорангий сидячий, обратно-грушевидный или обратно-яйцевидный, с широкой апикальной папиллой, 8.4—16.8 x 16—30 мкм (обычно 13 x 20—25 мкм), оболочка тонкая, гладкая, бесцветная. Ризоид очень короткий и тонкий, отходящий от вздутой в виде луковицы апофизы.

Зооспоры яйцевидные, 3—4 мкм диам., с крупной бесцветной глобулой и длинным жгутиком, выходят через апикальную пору, образующуюся после растворения папиллы.

Покоящаяся спора шаровидная, 5.4—9.6 мкм диам., со слегка утолщенной гладкой, бесцветной оболочкой и крупной, слегка сдвинутой латерально, бесцветной глобулой. Образуется половым путем: подвижная женская гамета садится и инцистируется на верхней поверхности карликового, шаровидного или яйцевидного мужского таллома, затем содержимое мужского таллома переходит в женский, который увеличивается в размерах и превращается в покоящуюся спору, которая прорастает через несколько дней с образованием зооспор.

Паразит водорослей из родов *Stigeoclonium*, *Oedogonium*.

Европа (Венгрия), Сев. Америка (США).

23. **Rhizophydium pollinis-pini** (Braun) Zopf pro parte, Abhandl. Naturforsch. Gesell. Halle, 17 : 82, 1887. — *Chytridium polllinis-pini* Braun, 1856; *Ch. vagans* Braun, 1856; *Phlyctidium vagans* (Braun) Rab., 1868. Табл. XVII, 2.

Зооспорангий сидячий, шаровидный или почти шаровидный, урновидный после выхода зооспор, 10—25 мкм диам., с более или менее выступающей апикальной папиллой, оболочка гладкая, бесцветная, раз-

личной толщины, до 1.4 мкм толщиной. Ризоиды разветвленные, отходящие от одной оси.

Зооспоры шаровидные или эллипсовидные, 2—4 мкм диам., с бесцветной боковой глобулой и длинным жгутиком, выходят по одиночке через широкую апикальную пору, образовавшуюся после растворения папиллы, двигаются скачкообразно.

Покоящаяся спора сидячая, шаровидная или эллипсовидная, с толстой, гладкой, слоистой оболочкой и крупной глобулой. Прорастание не наблюдалось.

Паразит или сапротроф на плавающей в воде пыльце *Pinus silvestris*, *Pinus* sp. и других растений, используемой в качестве приманки в водных культурах, часто выделяется из проб воды и почвы.

Аркт. (о. Врангеля, Белое море), Европ. ч., Сибирь (Горно-Алт.) — Киргизия (оз. Иссык-Куль) — Европа, Азия, Сев. и Южн. Америка.

Широко распространенный вид, встречается очень часто в различных широтах. Выделен из оттаявшей почвы о. Врангеля и из солоноватой воды заливов Белого моря (Кузнецов, 1979; Артемчук, 1974).

24. **Rhizophydium punctatum** Golub., Нов. сист. низш. раст. 25 : 81, 1988.

Зооспорангии шаровидные, 30—40 мкм диам., с бесцветной, тонкой оболочкой и одной порой, расположенной латерально, и в зрелом спорангии закупоренной выступающей полукруглой папиллой. Ризоиды тонкие, разветвленные, отходящие от одной оси в основании спорангия.

Зооспоры шаровидные, 5—6 мкм диам., с одной крупной глобулой, начинают двигаться внутри спорангия и выходят по одной через пору после растворения папиллы. Может происходить так же пассивный выход массы зооспор, которые начинают двигаться уже после выхода из спорангия.

Покоящиеся споры шаровидные, 40—50 мкм диам., с одной крупной жировой глобулой и утолщенной оболочкой, покрытой мелкими бородавками, равномерно распределенными по поверхности оболочки. Прорастают так же, как зооспорангии, после иноперкулятного раскрытия латерально расположенной поры.

На упавшей в воду пыльце сосны.

Сибирь (Горно-Алт.).

25. **Rhizophydium sphaerocarpum** (Zopf) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen-Fl., 1 : 95, 1892. — *Rhizidium sphaerocarpum* Zopf, 1884; *Phlyctidium sphaerocarpum* (Zopf) Serb. Табл. XVII, 4.

Зооспорангий сидячий, почти шаровидный, яйцевидный или урновидный, 6—18 мкм диам., до 20 мкм высотой, с широкой (4—7 мкм диам.), выступающей апикальной папиллой, оболочка бесцветная, гладкая, двуслойная, с утолщенным наружным слоем. Ризоид тонкий, неразветвленный.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 1.5—2 мкм диам., до 40 в одном спорангии, с бесцветной центральной или слегка сдвинутой латерально глобулой и длинным жгутиком, выходят из спорангия в виде ша-

ровидной массы, окруженной слизистой мембраной, двигаются амебоидно или скачкообразно при помощи жгутика.

Покоящаяся спора сидячая, шаровидная, 11—18 мкм диам., с толстой, гладкой, бесцветной оболочкой и одной крупной глобулой. Прорастание не наблюдалось.

Паразит водорослей из родов *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Oedogonium*.

Европ. ч. (Лен.), Дальний Восток (Курильские о-ва).— Украина, Латвия. — Европа, Азия (Китай), Сев. Америка (США), Африка.

26. **Rhizophydium sphaerotheca** Zopf, Abh. Naturforsch. Ges., 17 : 15, 1887.

Зооспорангии шаровидные, 10—25 мкм диам., с гладкой бесцветной, двухконтурной оболочкой и несколькими (чаще с двумя) небольшими папиллами. Ризоиды очень тонкие, слабо ветвящиеся, отходят от одной оси в базальной части зооспорангия.

Зооспоры овальные, 3 мкм диам., с одной крупной глобулой, начинают двигаться внутри спорангия и выходят из него по одной через поры, образованные за счет разрушения папилл, и, не задерживаясь, уплывают.

Покоящиеся споры с достоверностью не известны.

На упавшей в воду пыльце различных растений.

Аркт. (о. Врангеля). Европ. ч. (Лен.), Сибирь (Горно-Алт.), Киргизия (оз. Иссык-Куль) — Европа, Америка, Африка.

По видимому, в природе существует группа видов рода *Rhizophydium*, обитающих на упавшей в. воду пыльце , обладающих многопоровыми иноперкулятными зооспорангиями типа *R.sphaerotheca* и различающихся только по строению покоящихся спор. Зооспорангии описанного типа характерны для *R. globosum*, *R. bullatum*, и др. Таким образом, название *R. sphaerotheca* является по сути дела обозначением зооспорангиальной стадии ряда близких видов рода *Rhizophydium*, и удобно для тех случаев, когда образование покоящихся спор проследить не удалось.

27. **Rhizophydium squamosum** Golub., Нов. сист. низш. раст. 25 : 82, 1988.

Зооспорангии шаровидные, 20—30 мкм диам., с бесцветной тонкой оболочкой и 2—4 порами, 5 мкм диам., в зрелом состоянии закупоренными слегка выступающими папиллами. Ризоиды тонкие, разветвленные, отходящие от нескольких точек основания спорангия. Зооспоры шаровидные, 3—4 мкм диам., без крупной глобулы, начинают двигаться внутри спорангия и выходят по одной через поры после растворения папилл.

Покоящиеся споры шаровидные, 20—30 мкм диам., с одной крупной глобулой и утолщенной золотисто-желтой оболочкой, покрытой мелкими заостренными чешуйками. Прорастание не наблюдалось.

Европ. ч. (Лен.), Сибирь (Горно-Алт.).

28. **Rhizophydium subangulosum** (Braun) Rab., Flora Europea algarum, 3 : 281, 1868. — *Chytridium subangulosum* Braun, 1855. Табл. XVIII, 1.

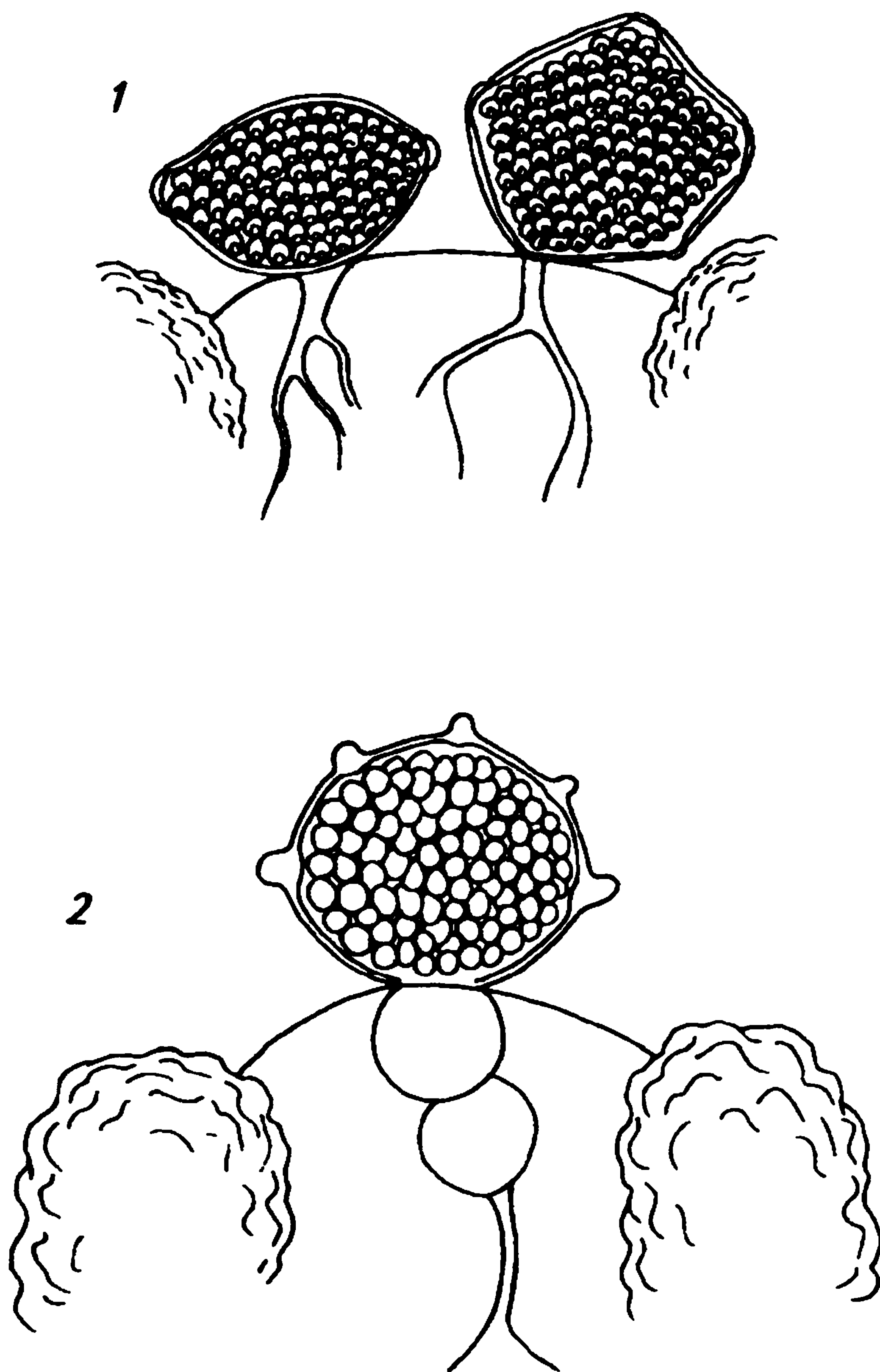



Таблица XVIII

1 — *Rhizophydium subangulosum*: зооспорангии на пыльце сосны; 2 — *Ph. palustre*: зооспорангий с апофизой и ризоидами на пыльце сосны.

Зооспорангий сидячий, вначале шаровидный, затем, за счет образования 2 или 3 папилл, несколько угловатый, 10—25 мкм диам., оболочка слегка утолщенная, гладкая, бесцветная. Ризоид тонкий, слабо ветвящийся или не ветвящийся.

Зооспоры шаровидные, 2—2.5 мкм диам., с бесцветной базальной глобулой и длинным жгутиком, выходят через несколько пор, образованных за счет растворения папилл.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит видов *Oscillatoria*, выделен из почвы на пыльцу сосны.

Европ. ч. (Лен.). — Европа, Африка.

29. **Rhizophydium undatum** Golub., Нов. сист. низш. раст., 1988.

Зооспорангии шаровидные, 30—40 мкм диам., с утолщенной двухконтурной желтоватой оболочкой и несколькими порами, 5 мкм диам., в

зрелом состоянии закупоренными выступающими папиллами. Ризоиды тонкие, разветвленные, отходящие от одной утолщенной оси в основании спорангия.

Зооспоры шаровидные, 3—4 мкм диам., с небольшой жировой глобулой, начинают двигаться внутри спорангия и выходят по одной через поры после растворения папилл.

Покоящиеся споры шаровидные, 40—50 мкм диам., с одной крупной жировой глобулой и бесцветной или золотисто-желтой, двуслойной оболочкой, наружный слой более толстый и имеет волнистые очертания.

На упавшей в воду пыльце растений.

Европ. ч. (Лен.), Сибирь (Горно-Алт.).

Этот вид по морфологии покоящихся спор сходен с *R. dangeardii* (Serb.) Jacz. (Ячевские, 1931), впервые описанным Сербиновым под названием *Phlyctidium dangeardii* Serb. (Сербинов, 1907). Последний, однако, отличается от описанного выше вида по двум важным признакам: он имеет значительно более мелкие зооспоры и является гиперпаразитом на *Saccomyces* dangeardii Serb.

## 7. Septosperma Whiffen ex Seymour

Mycologia, 63 : 90, 1971. — *Septosperma* Whiffen, 1942, nomen nudum.

Лит.: Couch, 1932; *Canter*, 1963.

Таллом эукарпический, эпибиотический. Зооспорангии иноперкулятные, шаровидный, яйцевидные или цилиндрические, с одной апикальной или латеральной порой, иногда на короткой ножке. Вегетативная система — в виде неразветвленного или разветвленного ризоида или короткого булавовидного гаустория.

Покоящиеся споры удлиненные, эллипсовидные или булавовидные, разделенные поперечной перегородкой на две части. Проксимальная часть пустая, дистальная — заполнена плотной цитоплазмой с жировыми глобулами.

Зооспоры шаровидные с одной глобулой.

Тип рода: *S. rhisophydii* Whiffen, 1971.

Род включает 5 видов, паразитирующих на хитридиевых грибах и один вид, паразитирующий на разножгутиковых водорослях (*Chrysophyta*).

В России найден 1 вид, кроме него мы приводим еще один вид, обнаружение которого на территории России весьма вероятно.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ.*

— Зооспорангии яйцевидные или эллипсовидные, покоящиеся споры такой же формы . . . . . . . . . . . . . . 1. S. anomalum.

— Зооспорангии шаровидные или грушевидные, покоящиеся споры — булавовидные . . . . . . . . . . . . . . 2. S. rhizophydii.

1. **Septosperma anomalum** (Couch) Whiffen, Mycologia, 34 : 552, 1942. — *Phlyctidium anomalum* Couch, 1932. Табл. XIX, 1.

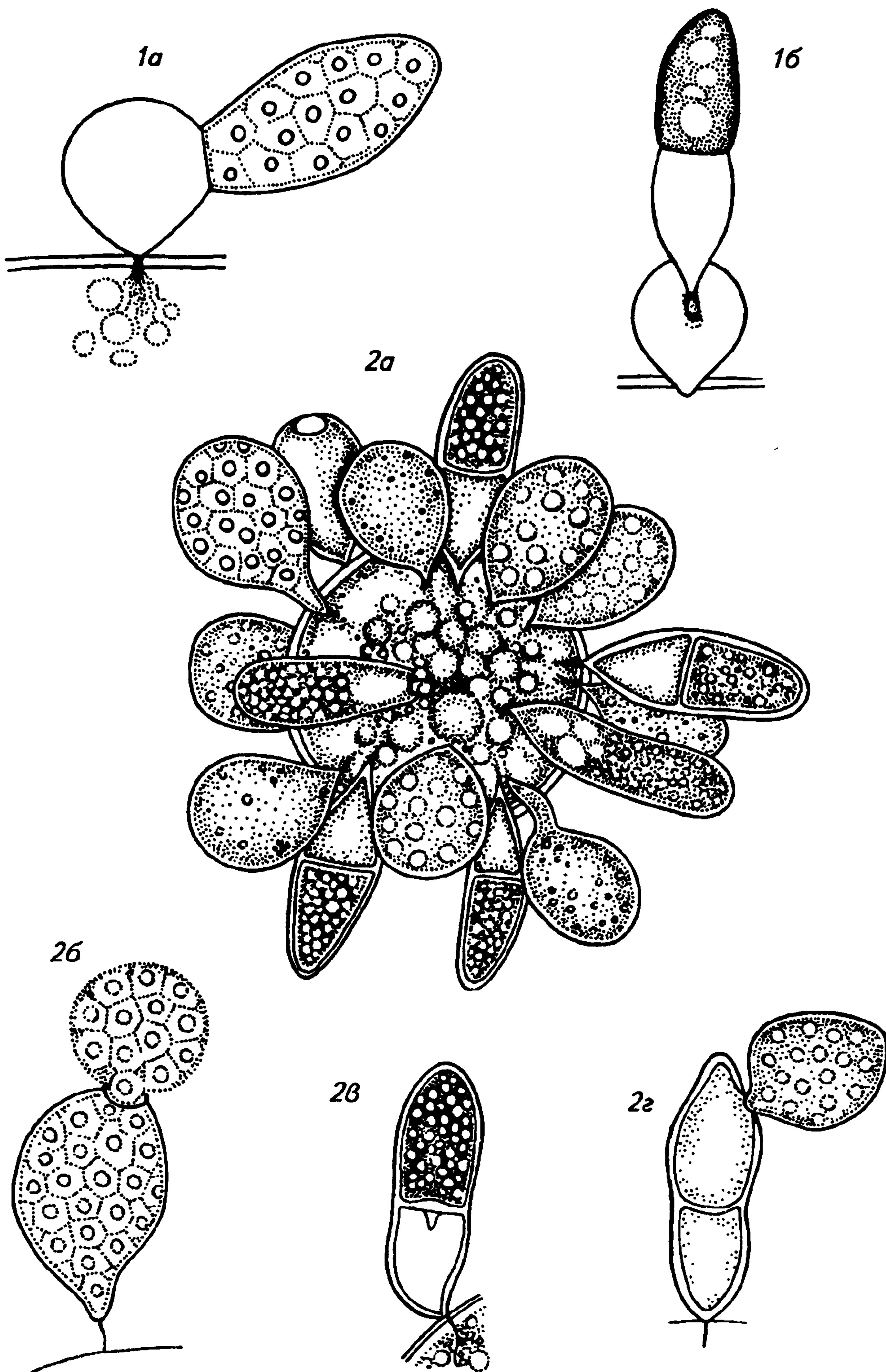



**Таблица XIX**

*1* — *Septoserma anomalum* (по: Couch, 1932): *а* — зооспорангий на *Rhizophydium bumilleriae*; *б* — покоящаяся спора; *2* — *S. rhizophydii* (по: Karling, 1977): *а* — множественная инфекция зооспорангия *Rhizophydium macrosporum*; *б* — зрелый зооспорангий с выходящими зооспорами; *в* — покоящаяся спора; *г* — прорастание покоящейся споры.

Зооспорангий сидячий, яйцевидный или эллипсовидный, 4—6 мкм диам. и 12 мкм высотой, с гладкой оболочкой. Гаусторий клубневидный или дисковидный.

Зооспоры шаровидные, 2.3 мкм диам., с одной блестящей глобулой, от 8 до 30 в одном спорангии, освобождаются через апикальную пору, после чего спорангий коллапсирует.

Покоящаяся спора образуется из клетки такого же размера, как и спорангий, при этом протоплазма перемещается в дистальную часть клетки, которая отделяется перегородкой, одевается толстой оболочкой и в ней образуются несколько жировых глобул, при этом проксимальная часть клетки остается пустой. Иногда материнская клетка целиком превращается в покоящуюся спору.

Паразит на спорангиях *Rhizophydium bumilleriae*, *Chytriomyces tabellariae*, *Zygorhizidium willei*, *Rhizophydium planctonicum*.

Европа (Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (США).

2. **Septosperma rhizophydii** Whiffen, Mycologia, 34 : 552, 1942. Табл. XIX, 2.

Зооспорангии варьируют по форме от шаровидных до грушевидных, 8—24 мкм диам., с гладкой оболочкой и одной небольшой апикальной порой. Зооспоры шаровидные, 1.6—2 мкм диам. Покоящиеся споры булавовидные, 4—6 x 16—25 мкм, двуклеточные, в зрелом состоянии базальная клетка пустая, апикальная заполнена цитоплазмой с многочисленными жировыми глобулами.

Паразит на видах родов *Rhizophydium*, *Rhizidium*, *Rhizophlyctis* и на цистах беспозвоночных.

Аркт. (о.Врангеля) — Европа (Великобритания).

## 8. **Obelidium** Nowak.

Cohn Beitr. Biol. Pflanzen, 2 : 86, 1876.

Лит.: Sparrow, 1937, Willoughby, 1961.

Таллом моноцентрический, состоит из спорангия, апофизы и радиально расходящихся от нее ризоидов. В зооспорангии выделяется 3 части: базальная — чашевидная, с утолщенной оболочкой; центральная — расширенная спорогенная часть; апикальная часть, имеющая вид шипа с широким основанием.

Зооспоры с одной глобулой, формируются внутри спорангия, выходят через латерально расположенную пору и претерпевают период роения у выхода из спорангия.

Покоящиеся споры не известны.

Тип рода: *O. mucronatum* Nowak.

Род включает 3 вида, в природе обитающих как сапротрофы в экзувиях насекомых, в лабораторных условия растущих на хитиновых субстратах.

По структурным признакам, типу освобождения зооспор и биологии род сходен с другими представителями хитридиомицетов, населяющими

экзувии насекомых (роды *Siphonaria*, *Rhizoclosmatium*, *Asterophlyctis*). Отличительная особенность рода — своеобразная морфология спорангиев.

В России известен 1 вид.

**Obelidium mucronatum** Nowak., Cohn, Beitr. Biol. Pflanzen, 2 : 86, 1876. Табл. XX.

Зооспорангий состоит из чашевидной толстостенной базальной части, 4—12 мкм диам., 4—10 мкм высотой, овальной тонкостенной центральной части и шиповидной апикальной части, занимающей примерно 1/3 всей высоты спорангия. Ризоиды сильно разветвленные, простирающиеся в радиусе 100 мкм от основания спорангия, отходят от небольшой апофизы, достигают 5 мкм в основании и постепенно сужаются к концам.

Зооспоры шаровидные или эллипсовидные, 2.5—3.5 мкм диам., с маленькой бесцветной глобулой и жгутиком до 20 мкм длиной, двигаются скачкообразно при помощи жгутика или амебоидно.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Сапротроф в экзувиях насекомых и на других хитиновых субстратах.

Европ. ч. (Лен.), Аркт. (Мурм.), Татарстан — Европа (Германия, Дания), Сев. Америка (США).

### 9. Rhizoclosmatium H.E.Petersen

Journ. de Botanique, 17 : 216, 1903.

Лит.: Karling, 1977, Barr, 1975.

Таллом моноцентрический, состоит из спорангия, развивающегося из цисты зооспоры, апофизы и тонких ризоидов. Зооспорангии шаровидные, однопоровые, иноперкулятные. Апофиза веретеновидная, расположенная длинной осью параллельно поверхности субстрата.

Зооспоры шаровидные, с одной глобулой, выходят наружу через пору, расположенную базально, реже субапикально или апикально, проходят период роения в шаровидном пространстве, окруженном мембраной.

Покоящиеся споры шаровидные, толстостенные, расположены на талломе так же, как спорангии, образуются половым путем, после конъюгации талломов через анастомозы ризоидов, при этом один из талломов после конъюгации не увеличивается и остается в качестве рудиментарного элемента.

Тип.: *R. globosum* H.E.Petersen, 1903.

Род включает 4 вида, 3 из которых — сапротрофы в экзувиях насекомых, 1 вид — паразит водорослей.

В России известен 1 вид.

**Rhizoclosmatium globosum** H.E.Petersen, Journ. de Botanique, 17 : 216, 1975; *R. aurantiacum*, 1960. Табл. XXI, 1.

Зооспорангии шаровидные или почти шаровидные, 9—22 мкм диам., со слегка утолщенной, гладкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды протяженные, тонкие, отходящие от веретеновидной, шаровидной или пирамидальной апофизы.

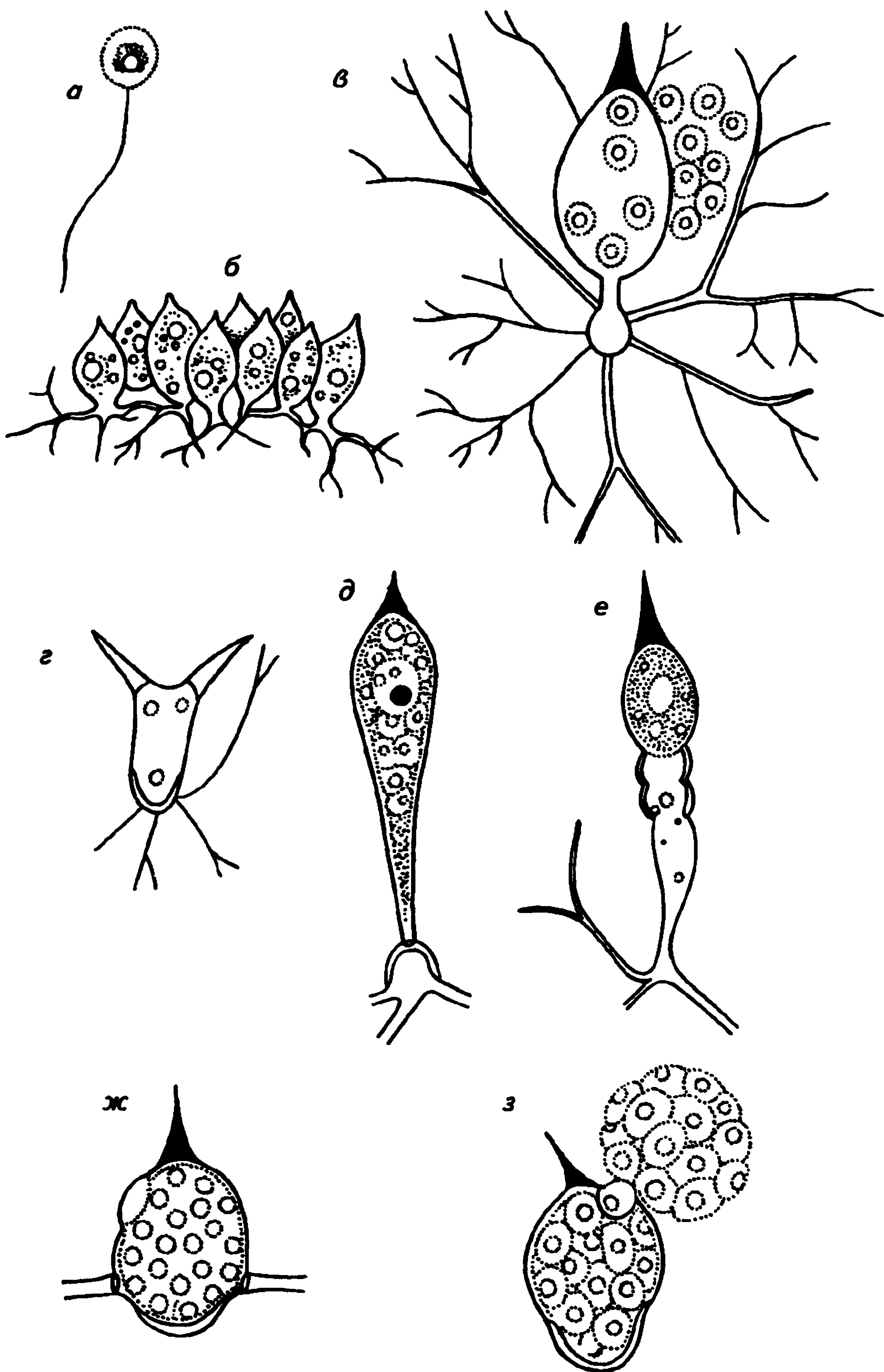



**Таблица XX**

*Obelidium mucronatum*: *а* — зооспора; *б* — скопления молодых талломов; *в* — зрелый таллом с апофизой и ризоидами; *г* — молодой таллом с двумя апикальными придатками; *д* — молодой зооспорангий с крупным первичным ядром и апофизой; *е* — зооспорангий с апофизой и ножкой; *ж* — зрелый зооспорангий с сублатеральной папиллой и двумя осями ризоидов; *з* — выход зооспор из спорангия.

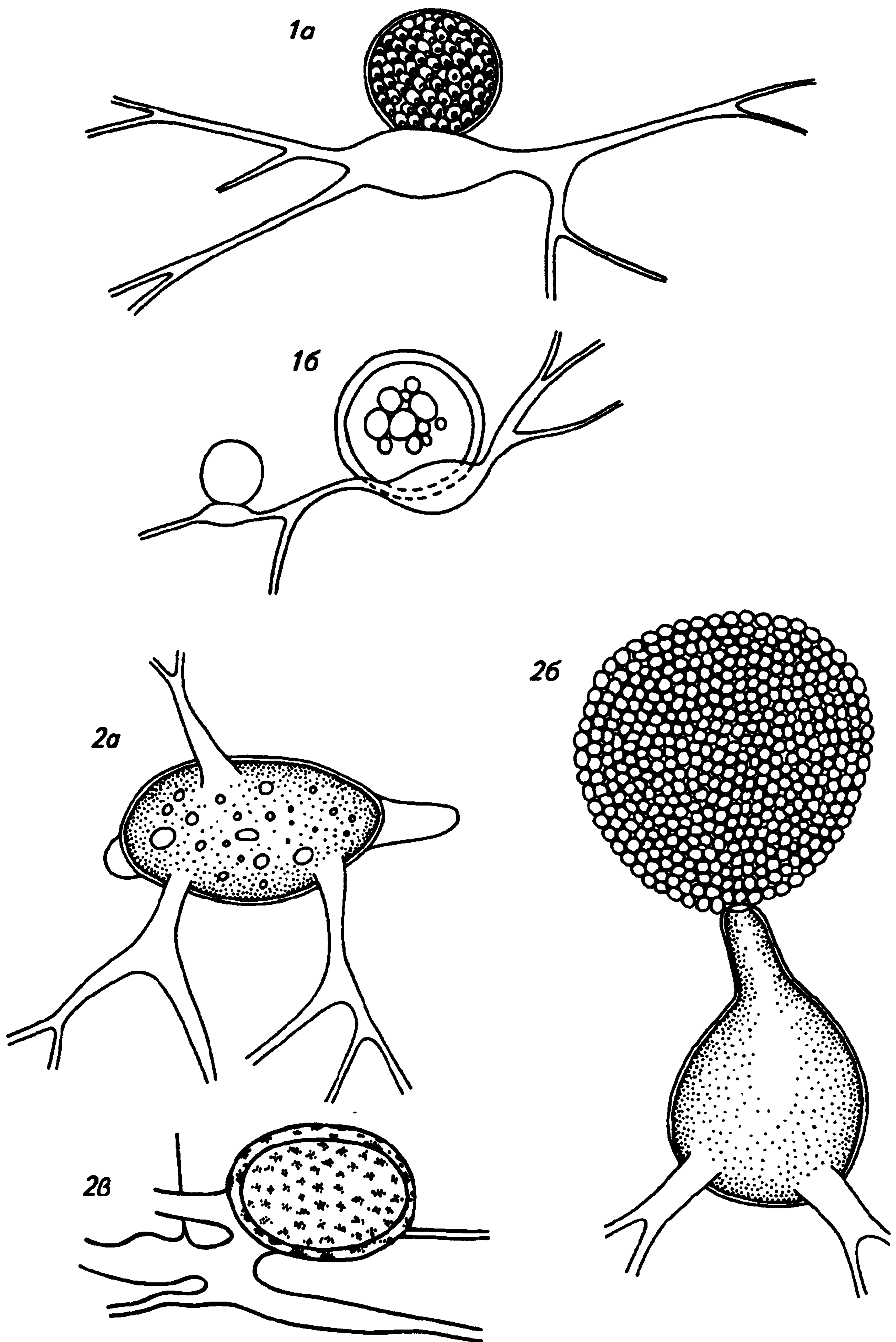



**Таблица XXI**

*1* — ***Rhizoclomatium globosum***: *а* — **зооспорангий с поперечной веретеновидной апофизой;** *б* — **покоящаяся спора с карликовым мужским талломом;** *2* — ***Rhizophlyctis petersenii***: *а* — **незрелый зооспорангий с несколькими осями ризоидов;** *б* — **выход зооспор;** *в* — **покоящаяся спора.**

Зооспоры шаровидные или эллипсовидные, 3—4 х 2—3 мкм, с бесцветной или оранжевой глобулой.

Покоящиеся споры расположены на ризоидальной системе так же, как спорангии, шаровидные или почти шаровидные, 8—14 х 11—20 мкм, с гладкой, светло-коричневой оболочкой, 2 мкм толщ., содержат несколько жировых глобул, прорастание не известно. Мужские талломы шаровидные, мелкие, с редуцированной ризоидальной системой, обычно по 1 или 2 около каждого женского таллома (покоящейся споры).

Сапротроф в экзувиях насекомых в воде.

Европ. ч. (Лен.). — Киргизия (оз. Иссык-Куль) —Европа, Сев. и Южн. Америка.

В типовом материале у этого вида описаны бесцветные и окрашенные зооспоры. Спэрроу (Sparrow, 1960) выделяет на основании признака окрашенности зооспор отдельный вид *Rh. aurantiacum*. По данным Барра, изучавшего этот вид в культуре, окраска зооспор и спорангиев зависит от питательной среды и не может рассматриваться как видовой признак.

## 10. Blyttiomyces Bartsch

Mycologia, 31 : 559, 1939.

Лит.: Sparrow, Barr, 1955; Reith, 1956, Persiel, 1960.

Таллом состоит из эпибиотического или эндобиотического репродуктивного органа и эндобиотической вегетативной системы. Зооспорангии эпибиотические, с заостренной вершиной, иноперкулятные, с одной или несколькими субапикальными или базальными порами. Вегетативная система состоит из 1 или 2 апофиз и отходящих от них ризоидов.

Зооспоры с одной глобулой, покоящиеся споры эндобиотические, развиваются за счет разрастания и инцистирования апофиз, при прорастании образуют эпибиотический спорангий.

Тип рода: *B.spinulosus* (Blytt) Bartsch, 1939.

Род включает 7 видов, которые являются паразитами водорослей и сапртрофами на пыльце растений.

В России известен 1 вид.

В качестве вероятного для обнаружения приводим еще один вид, известный из сопредельных стран.

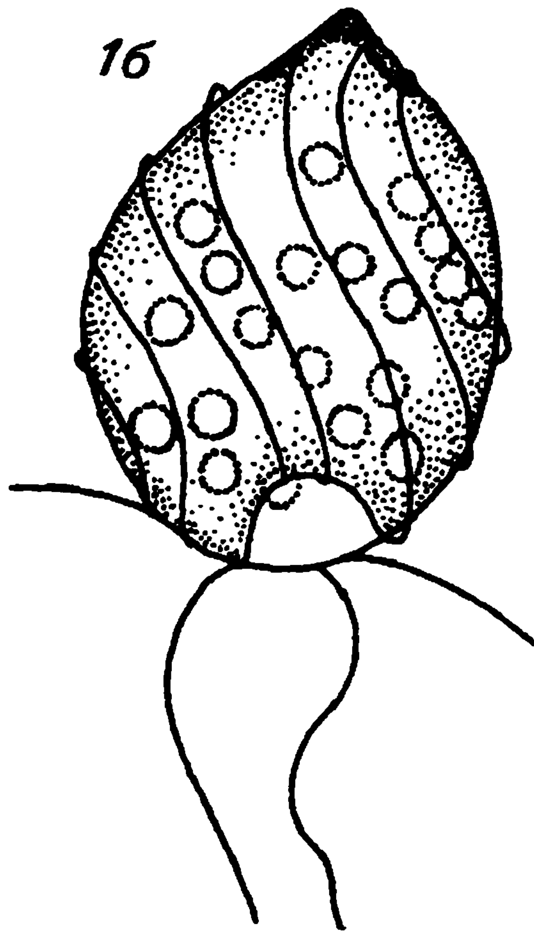
### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

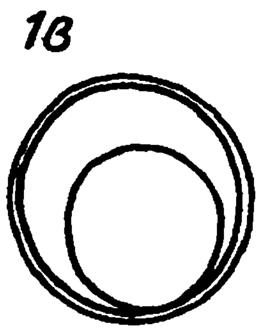
1. Зооспорангии овальные, с заостренной вершиной, оболочка с тонкими спирально расположенными полосками . . . . 1. B. helicus.
— Зооспорангии шаровидные с полукруглым придатком на вершине и шиповатой оболочкой . . . . . . . . . . (2). B. spinulosus.

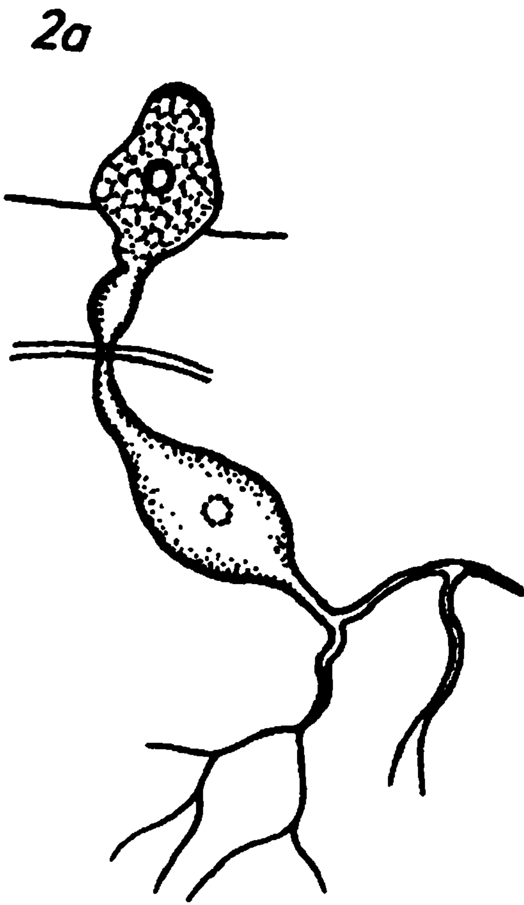
1. Blyttiomyces helicus Sparrow et Barr, Mycologia, 47 : 551, 1955. Табл. XXII, 1.

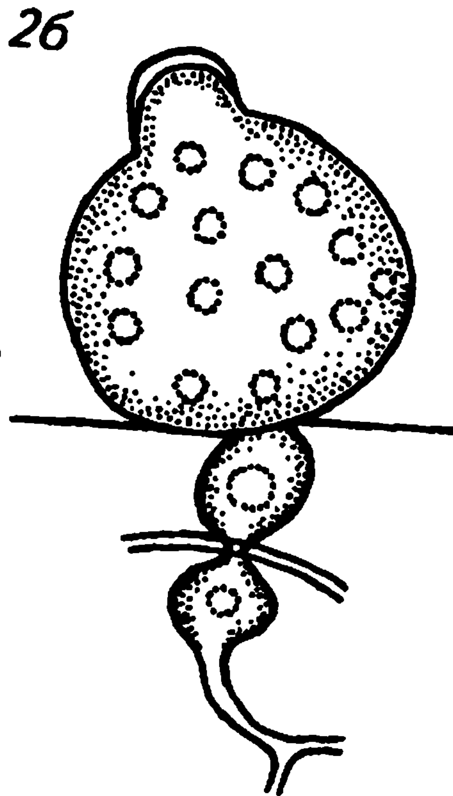
Зооспорангии широко овальные или шаровидные, 16—34 мкм высотой и 14—27 мкм диам., со светло-коричневой оболочкой, на которой по спирали располагаются узкие, 0.8—1 мкм толщ., полоски, идущие от ос-

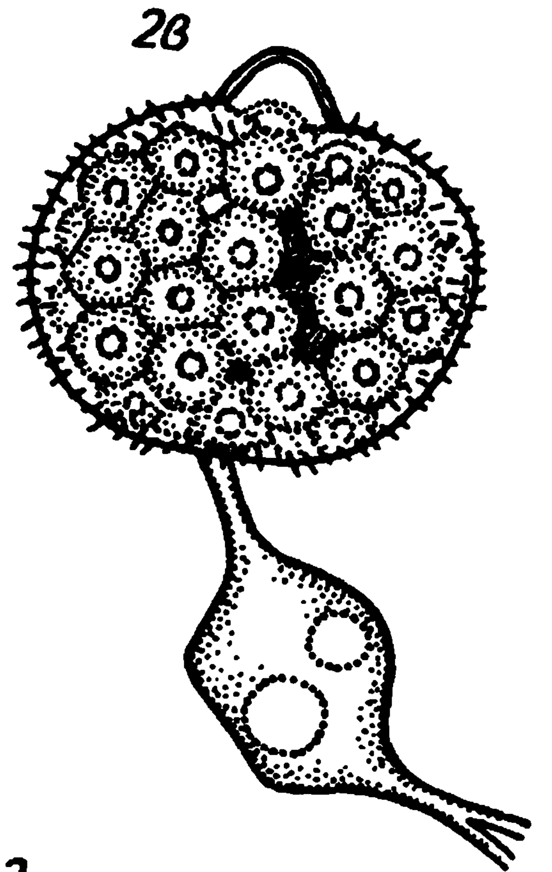

1а

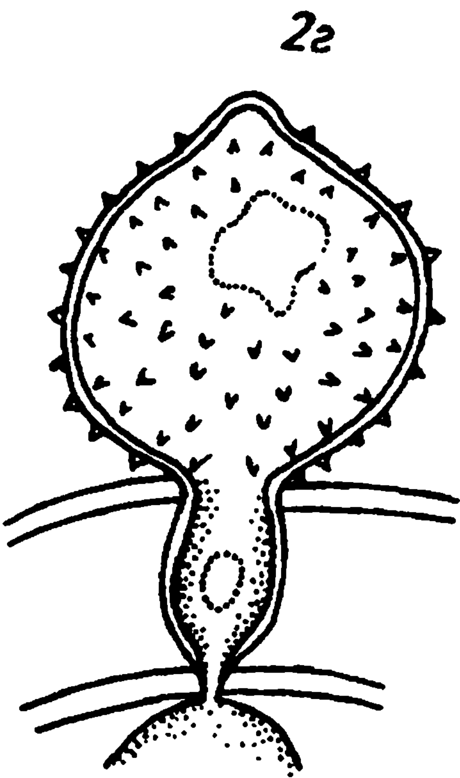

1б

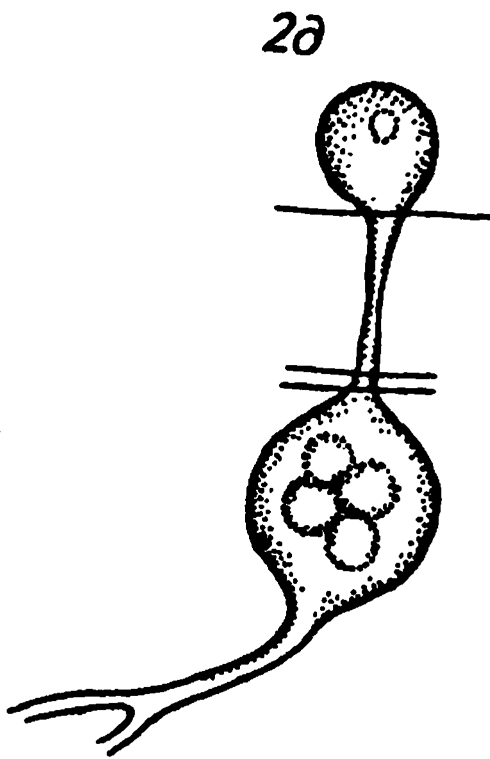

1в

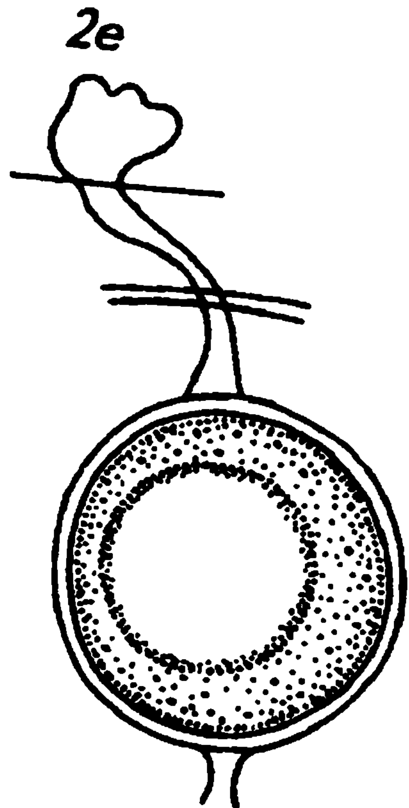

2а


2б


2в


2г


2д


2е

нования спорангия к его заостренной вершине. Эндобиотическая вегетативная система состоит из апофизы, 4—7 мкм диам. и отходящей от нее одной дистально разветвленной оси ризоидов.

Зооспоры шаровидные, 4—4.8 мкм диам., с латеральной бесветной, блестящей глобулой, 1.6—2 мкм диам., и длинным задним жгутиком, начинают двигаться до выхода из спорангия, который осуществляется через одну или две базальные поры. Движение зооспор быстрое, прямолинейное.

Покоящиеся споры эндобиотические с гладкой оболочкой.

Паразит или сапротроф на упавшей в воду пыльце растений, выделен из проб болотной воды.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Германия), Сев. Америка (США).

(2). **Blyttiomyces spinulosus** (Blytt) Bartsch, Mycologia, 31 : 559, 1939. — *Chytridium spinulosum* Blytt, 1882. Табл. XXII, 2.

Зооспорангии шаровидные, 23—28 мкм диам., с полукруглым придатком на вершине, 3.8 мкм высотой, и латеральной порой, оболочка шиповатая, шипики 0.5—2 мкм длиной.

Зооспоры шаровидные, бесцветные, 4.2—. мкм диам., с крупной глобулой и жгутиком 25 мкм длиной. Интраматрикальная часть таллома состоит из 2—3 апофиз и разветвленных ризоидов, апофизы шаровидные, овальные, веретеновидные, 5—11 мкм диам. Покоящиеся споры шаровидные или несколько неправильные, 14—32 мкм диам., с гладкой двуслойной оболочкой, 3—5 мкм толщ., при прорастании образуют спорангии без придатков.

Паразит и сапротроф на видах *Spirogyra* и *Mougeotia*.

Европа (Чехословакия, Венгрия, Франция, Норвегия, Дания), Азия (Китай), Сев. Америка (Куба, США).

## 11. **Phlyctochytrium** Schroet.

Engler und Prantl, Naturl. Pflanzenfam, 1 : 78, 1892. — *Phlyctidium* Rab., 1868; *Phlyctidium* Schroet. pro parte, 1885; *Rhizidium* sensu Fischer, 1892.

Лит.: Karling, 1977; Barr, 1969; Koch, 1957.

Таллом эпи- и эндобиотический, моноцентрический, состоящий из эпибиотического спорангия или покоящейся споры и эндобиотической вегетативной системы. Зооспорангий иноперкулятный, сидячий или на ножке, одно- или многопоровый, часто орнаментированный зубчиками или щетинками, отделенный септой от вегетативной системы, состоя-

---

**Таблица XXII**

*1* — *Blyttiomyces helicus*: *а* — зооспора; *б* — зооспорангий; *в* — эндобиотические покоящиеся споры; *2* — *B. spinulosus* (по: Bartsch, 1939; Scherffel, 1926): *а* — молодой таллом с апофизами и ризоидами в зигоспоре хозяина; *б* — зооспорангий на стадии формирования зооспор; *в* — зрелый шиповатый зооспорангий с зооспорами; *г* — пустой зооспорангий с субапикальной порой; *д* — начальная стадия образования эндобиотической покоящейся споры; *е* — зрелая покоящаяся спора.

щей из апофизы и отходящих от нее ризоидов. Зооспоры шаровидные или яйцевидные, с одной или двумя глобулами, после выхода из спорангия образуют шаровидную массу.

Покоящиеся споры, как правило, шаровидные, с гладкой оболочкой, формируются бесполым путем, при прорастании функционируют как спорангии или проспорангии.

Тип рода: *Ph. hydrodyctyi* (Braun) Schroet.

Виды рода распространены повсеместно и существуют как паразиты пресноводных и морских водорослей, грибов, яиц беспозвоночных животных, пыльцевых зерен высших растений и как сапротрофы на различных субстратах в воде и почве. Некоторые виды получены в чистой культуре.

Род включает 65 видов, из них на территории России известно 8.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Зооспорангии с гладкой оболочкой . . . . . . . . . . . . . 2.
— Зооспорангии орнаментированы зубцами . . . . . . . . . 6.
2. Зооспорангии с одной апикальной папиллой . . 1. **Ph. hydrodyctii.**
— Зооспорангии с несколькими папиллами . . . . . . . . . . 3.
3. Зооспорангии с двумя широкими папиллами . . 2. **Ph. biporosum.**
— Зооспорангии с большим числом папилл . . . . . . . . . . 4.
4. Зооспорангии с коническими папиллами, покоящиеся споры гладкие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. **Ph. palustre.**
— Зооспорангии и покоящиеся споры с цилиндрическим папиллами . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. **Ph. papillatum.**
6. Вся поверхность зооспорангия покрыта зубчиками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. **Ph. aureliae.**
— Зубчики расположены по экватору спорангия . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6. **Ph. circulidentatum.**
— Зубчики имеются только на вершине спорангия . . . . . . . 7.
7. Зубчики одновершинные . . . . . . . . . . 7. **Ph. planicorne.**
— Зубчики двувершинные . . . . . . . . . . . . . . . . 8.
8. Зубчики глубоко-вырезанные, зооспорангии цилиндрические или яйцевидные . . . . . . . . . . . . . . 8. **Ph. quadricorne.**
— Зубчики слабовырезанные, зооспорангии шаровидные или яйцевидные . . . . . . . . . . . . . . . . 9. **Ph. zygnematis.**

1. **Phlyctochytrium hydrodictyi** (Braun) Schroet., Engler und Prantl Naturlichen Pflanzenfam, 1 : 78, 1892. — *Chytridium hydrodictyi* Braun, 1856; *Phlyctidium hydrodictyi* (Braun) Rab., 1868; *Rhizidium hydrodictyi* (Braun) Fischer, 1892.

Зооспорангий сидячий, яйцевидный или грушевидный, 5—25 мкм диам., 15—33 мкм высотой, с тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой. Эндобиотическая часть состоит из шаровидной апофизы, 5 мкм диам., ризоиды, по-видимому, отсутствуют.

Зооспоры шаровидные, 3 мкм диам., с одной глобулой, выходят полностью сформированными через апикальную пору.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит на видах водорослей *Hydrodiction*, *Rhizoclonium*.

Европ. ч. — Европа (Германия, Бельгия, Болгария), Сев. Америка (США).

В России этот вид обнаружен так же на ооспорах *Peronospora tabacina* (Боровская, 1971).

2. **Phlyctochytrium biporosum** Couch, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 47 : 254, 1932.

Зооспорангий сидячий, шаровидный или яйцевидный, вогнутый и угловатый после формирования двух широких, противоположно направленных папилл, 10—12 мкм высотой и 8—13 мкм диам., с тонкой оболочкой, исчезающей сразу после выхода зооспор. Ризоид толстый, разветвленный или неразветвленный, расширенный непосредственно под оболочкой спорангия.

Зооспоры округлые или яйцевидные, 2—2.6 мкм диам., с одной маленькой, блестящей базальной гранулой, и длинным жгутиком, выходят через две поры, образующиеся после растворения двух папилл, двигаются амебоидно или при помощи жгутика.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит на видах водорослей *Vaucheria*, *Bumilleria*, *Oedogonium*, *Spirogyra*, а также выделен из почвы на пыльцу сосны.

Туркмения — Европа, Африка, Сев. Америка (США).

3. **Phlyctochytrium palustre** Gaertner, Archiv f. Mikrobiol., 21 : 123, 1954.

Зооспорангии округлые, несколько приплюснутые в основании, 10—40 мкм диам, с гладкой оболочкой и 3—5 маленькими коническими папиллами, 2.5 мкм шириной в основании и 3 мкм высотой. Ризоиды очень тонкие, отходящие от апофизы, 5 мкм диам.

Зооспоры, 3—4 мкм диам., с одной крупной глобулой и длинным, 25 мкм длиной жгутиком, выходят по одной и сразу уплывают. Покоящиеся споры шаровидные, 20—28 мкм диам., с гладкой оболочкой, 1—1.5 мкм толщ., одной жировой глобулой и зернистым содержимым.

Почвенный сапротроф. Выделен из почвы на пыльцу сосны.

Армения. — Европа (Германия), Азия (Монголия).

4. **Phlyctochytrium papillatum** Sparrow, Mycologia, 44 : 764, 1952.

Зооспорангии сидячие, шаровидные, 23—25 мкм диам., с 3—5 отчетливо выступающими, цилиндрическими папиллами, 4 мкм диам. Ризоиды умеренно развитые, разветвленные, отходящие от основания эндобиотической овальной апофизы.

Зооспоры шаровидные, 4 мкм диам., с одной маленькой, бесцветной, боковой глобулой и длинным жгутиком, выходят из спорангия через поры, образованные за счет растворения папилл. Покоящиеся споры сидячие, почти шаровидные, 37 мкм диам., с утолщенной оболочкой, унизанной многочисленными цилиндрическими папиллами, ризоидальная система как у спорангия. Прорастание не наблюдалось.

Почвенный сапротроф. Выделен из почвы на пыльцу сосны.

Сибирь (Горно-Алт.). — Европа, Азия (Монголия), Сев. Америка (США).

5. **Phlyctochytrium aureliae** Ajello, Mycologia, 37 : 109, 1945. Табл. XXIII, 1.

Зооспорангии экстраматрикальные, преимущественно шаровидные, 12—35 мкм диам., бесцветные, покрытые по всей поверхности многочисленными твердыми, прозрачными, двувершинными зубчиками, 3.5—4.5 мкм высотой и 3.5—6.5 мкм шириной, иногда, помимо прочих, формируется один удлиненный зубец или концы зубцов удлиняются в виде разветвленных нитей, достигающих 20—50 мкм в длину. Эндобиотическая система, около 150 мкм длиной, состоящая из шаровидной апофизы, 3—7 мкм диам., иногда неправильной, удлиненной, и хорошо развитых, сильно ветвящихся ризоидов.

Зооспоры шаровидные, 4—4.5 мкм диам., с одной центральной глобулой, 2 мкм диам., и жгутиком, 15—20 мкм длиной.

Покоящиеся споры не известны.

Сапротроф на растительных остатках и экзувиях насекомых.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Сахалин.). — Европа (Дания), Сев. Америка (США).

6. **Phlyctochytrium circulidentatum** Koch, Mycologia, 61 : 1022, 1969. Табл. XXIV.

Зооспорангии сидячие, иноперкулятные или ложно-оперкулятные, почти шаровидные или эллипсовидные, длинной осью параллельные поверхности субстрата, 18—28 мкм диам., с 7—21 простыми или двойными короткими зубцами, расположенными по экватору спорангия, направленными вверх или в стороны, 2—4 мкм высотой, с одной широкой апикальной папиллой, окруженной еще одним кругом зубцов. После выхода зооспор спорангий становится чашевидным, с зубцами, окружающими пору, загнутыми внутрь. Апофиза эндобиотическая, шаровидная, почти шаровидная или неправильно-яйцевидная, 5—9 мкм диам., отделенная от зооспорангия перегородкой, иногда вдающейся внутрь спорангия.

Зооспоры шаровидные, 3—4 мкм диам., с крупной латеральной или почти базальной блестящей жировой глобулой, с одним задним жгутиком, 28 мкм длиной, выходят из спорангия в виде шарообразной массы, окруженной мембраной.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Сапротроф на пыльце *Pinus* и *Liquidambar* и отмирающих клетках водорослей *Closterium*.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (о.Сахалин). — Европа (Великобритания).

7.**Phlyctochytrium planicorne** Atkinson emend. Umflett et Holland, Mycologia 52 : 432, 1960. Табл. XXIII, 2.

Зооспорангий сидячий или на ножке, эллипсовидный, грушевидный или яйцевидный, варьирует в размерах, 6—24 мкм высотой, 6—17 мкм диам., с тонкой, бесцветной оболочкой, на вершине спорангия вокруг па-

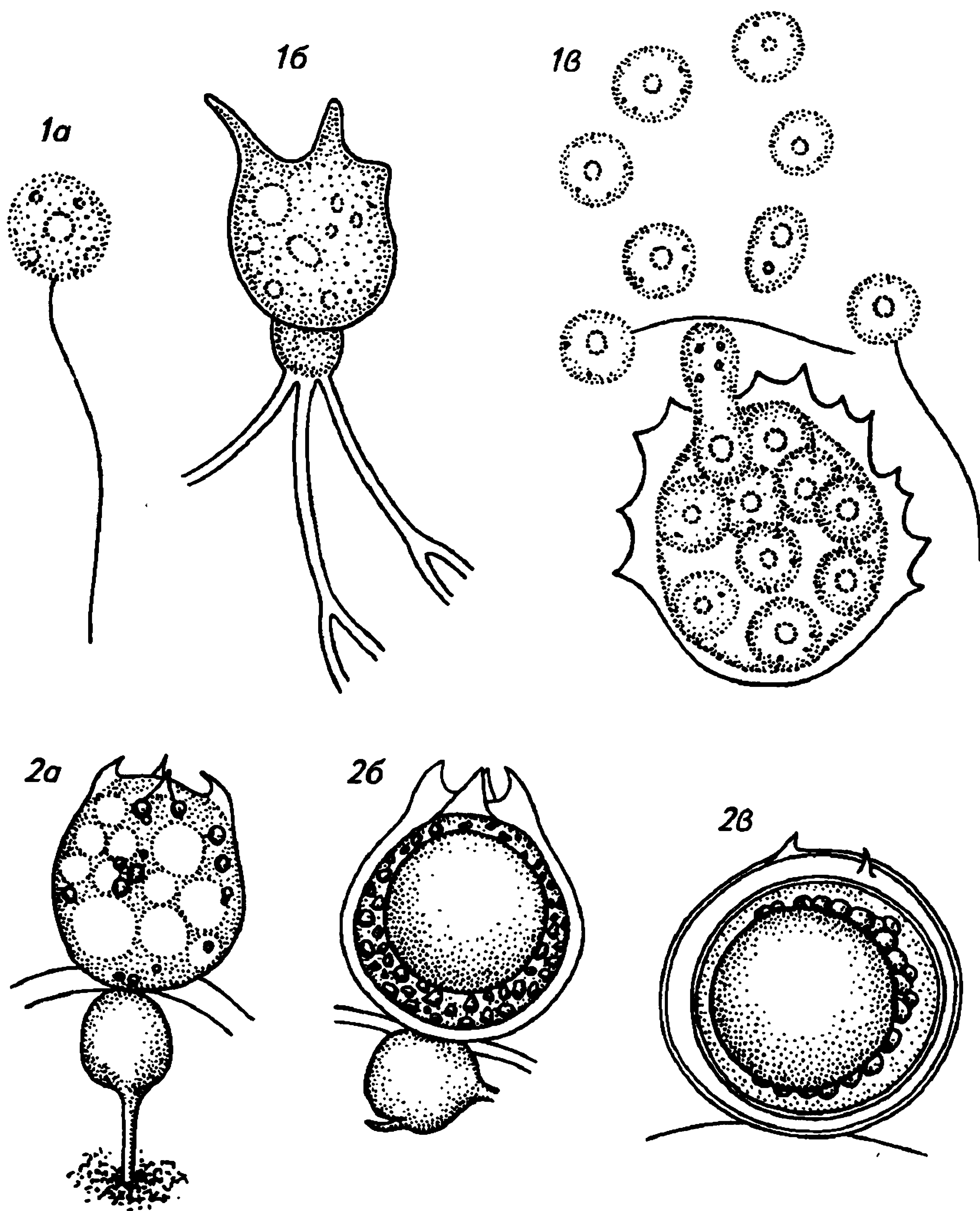



**Таблица XXIII**

*1* — ***Phlyctochytrium aureliae*** (по: Ajello, 1945): *а* — зооспора; *б* — молодой таллом; *в* — зооспорангий с выходящими зооспорами; *2* — *Ph. planicorne* (по: Umphlett and Holland, 1960): *а* — незрелый зооспорангий с вакуолизированной цитоплазмой; *б* — незрелая покоящаяся спора с утолщенной оболочкой и выступающими зубцами; *в* — зрелая покоящаяся спора внутри контейнера.

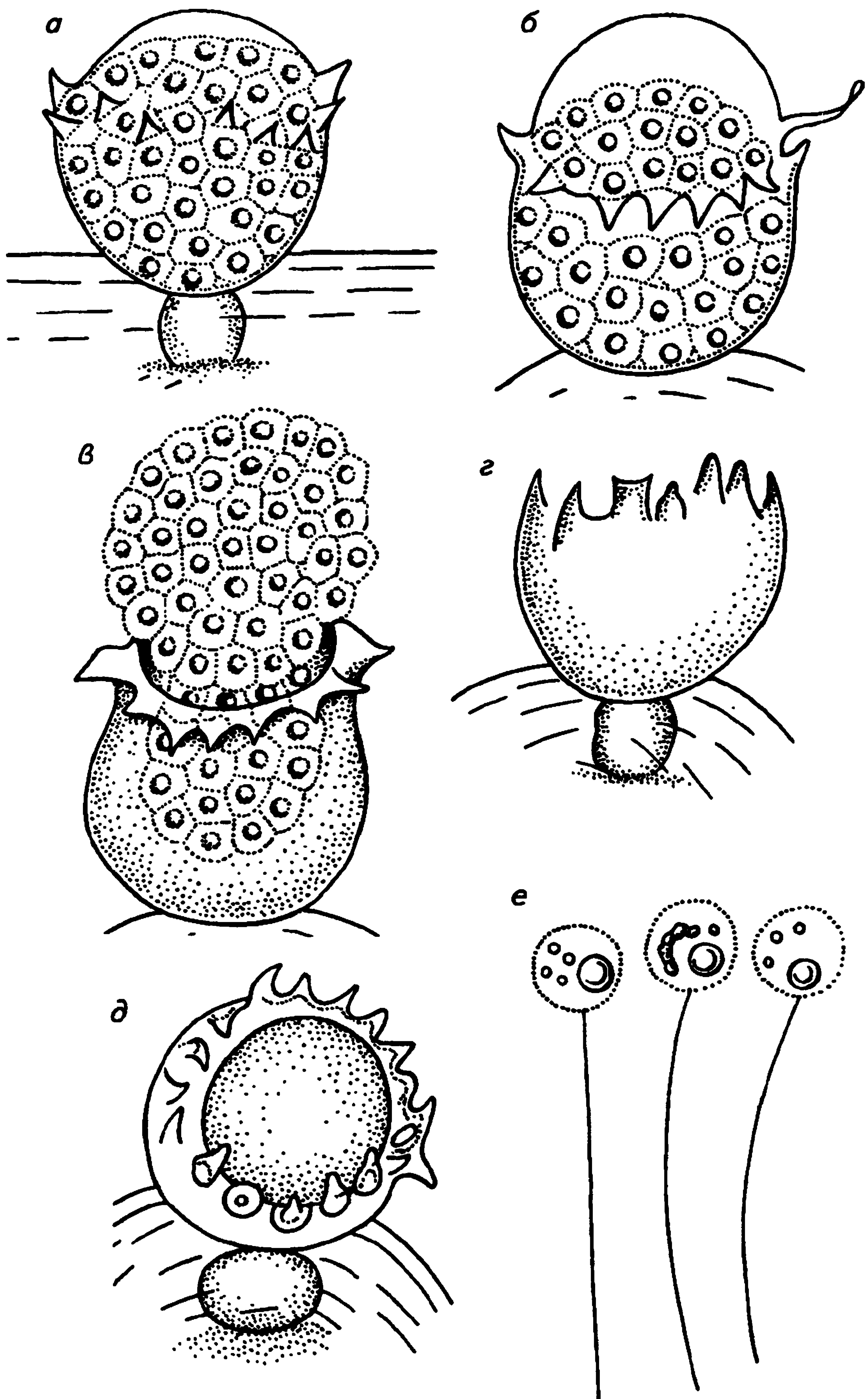



**Таблица XXIV**

*Phlyctochytrium circulidentatum* (по: Umphlett, Koch, 1969): *а* — зрелый зооспорангий с кольцом зубцов, расположенных по экватору; *б* — раскрытие зооспорангия; *в* — выход зооспор; *г*, *д* — зоospорании после выхода зооспор, *е* — зооспоры.

пиллы расположена коронка из 4 (реже 6) твердых, блестящих, одновершинных, слегка загнутых зубцов, достигающих 4 мкм высотой, иногда с оттянутыми в виде иглы концами. Ризоидальная система сильно варьирует по степени развития, представлена несколькими короткими веточками, или сильно разветвленными ризоидами, но в любом случае присутствует шаровидная или веретеновидная апофиза, 3—13 мкм диам.

Зооспоры шаровидные, 3—6 мкм диам., с крупной, боковой, бесцветной глобулой, около 3 мкм диам., с несколькими мелкими включениями в цитоплазме и жгутиком, 30 мкм длиной, выходят через апикальную пору по одной или в виде компактной группы, окруженной мембраной, двигаются амебоидно или с помощью жгутика.

Покоящиеся споры эпибиотические, расположены внутри шаровидного контейнера, 15—26 мкм диам., приобретающего по мере созревания светло-желтый цвет, орнаментированного, как и зооспорангий 4 зубцами; сами споры шаровидные, 11—20 мкм диам., с гладкой, бесцветной оболочкой, 1—2 мкм толщ., с одной крупной, смещенной от центра жировой глобулой, окруженной слоем более мелких глобул; эндобиотическая вегетативная система такая же, как у зооспорангиального таллома; развиваются, по-видимому, бесполым путем из зооспоры, прорастание не известно.

Паразит водорослей из родов *Spirogyra*, *Rhizoclonium*, сапротроф на отмирающих талломах *Cladophora* sp., *Oedogonium* sp., *Vaucheria* sp., стеблях *Acorus calamus*, пыльце сосны.

Сибирь (Горно-Алт.) — Европа, Сев. Америка.

8. **Phlyctochytrium quadricorne** (dBy.) Schroet, Engler und Prantl, Naturlichen Pflanzenfam., 1 : 79, 1892. — *Chytridium quadricorne* dBy., 1887; *Rhizidium quadricorne* (dBy.) Dang., 1889. Табл. XXV, 1.

Зооспорангий эпибиотический, широко-цилиндрический или широко-яйцевидный, 10—11 мкм высотой, 13 мкм диам., с закругленным или уплощенным основанием, на вершине несущий коронку из 4 твердых, прямых, глубоко-вырезанных, двувершинных зубцов. Ризоиды разветвленные, отходят от основания шаровидной или веретеновидной апофизы, 7 мкм диам.

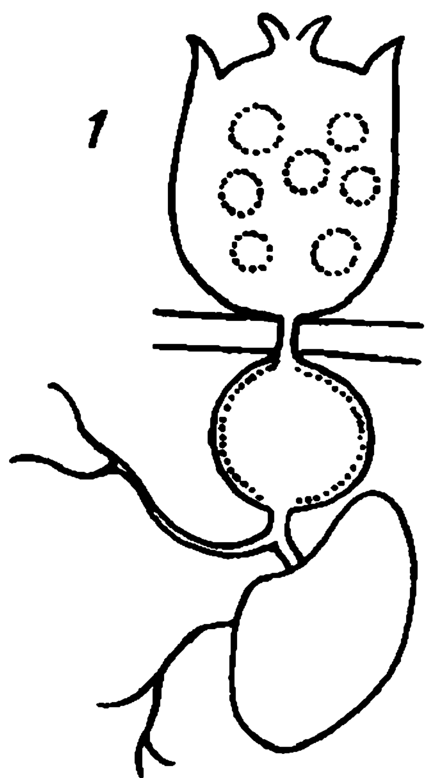
Зооспоры шаровидные, 6 мкм диам., с бесцветной, боковой глобулой и длинным жгутиком, выходят из спорангия компактной массой, заключенной в слизистый чехол, через апикальную пору, образующуюся внутри зубчатой коронки, некоторое время остаются неподвижными у выхода из спорангия, двигаются амебоидно или скачкообразно при помощи жгутика.

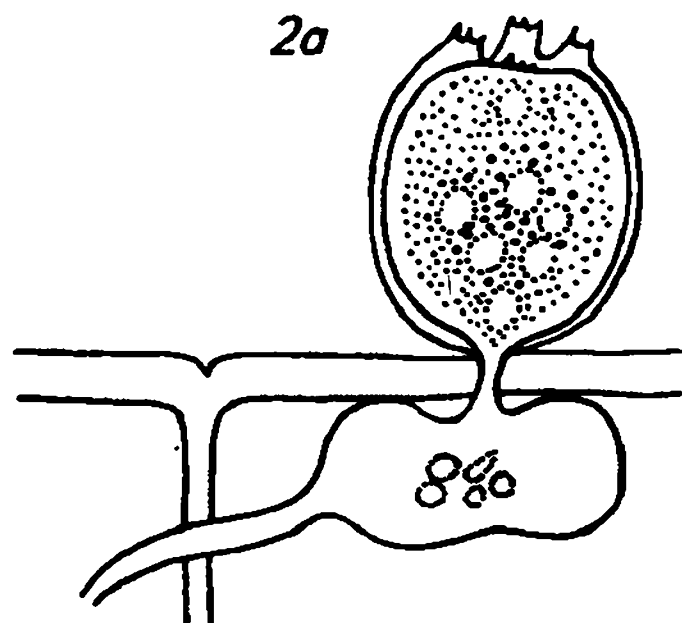
Покоящиеся споры не наблюдались.

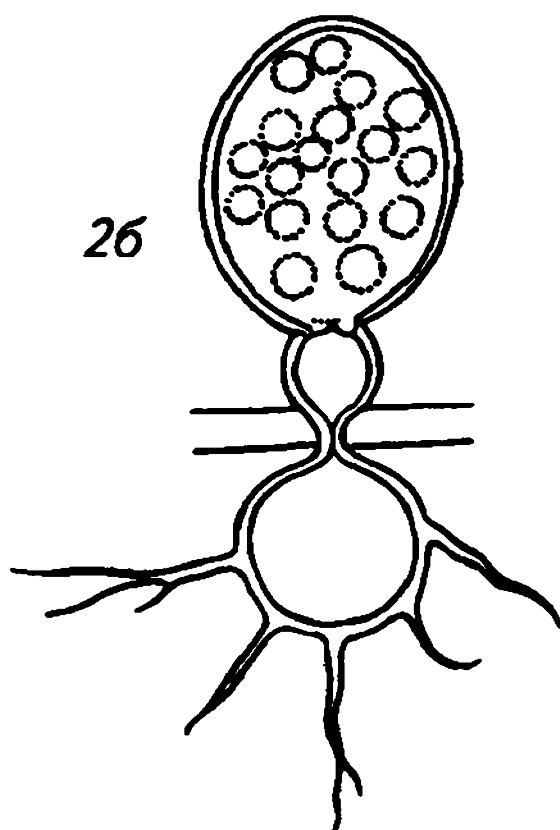
Паразит водорослей из родов *Oedogonium*, *Vaucheria*, *Cladophora*.

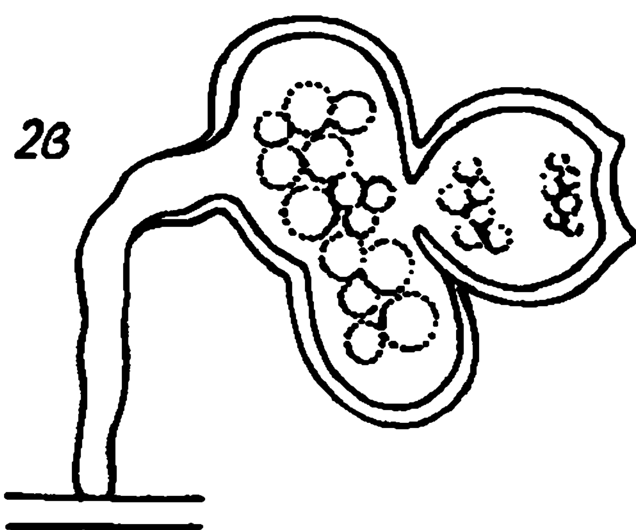
Сибирь (Горно-Алт.). — Европа (Франция, Великобритания, Венгрия), Сев. Америка (США).

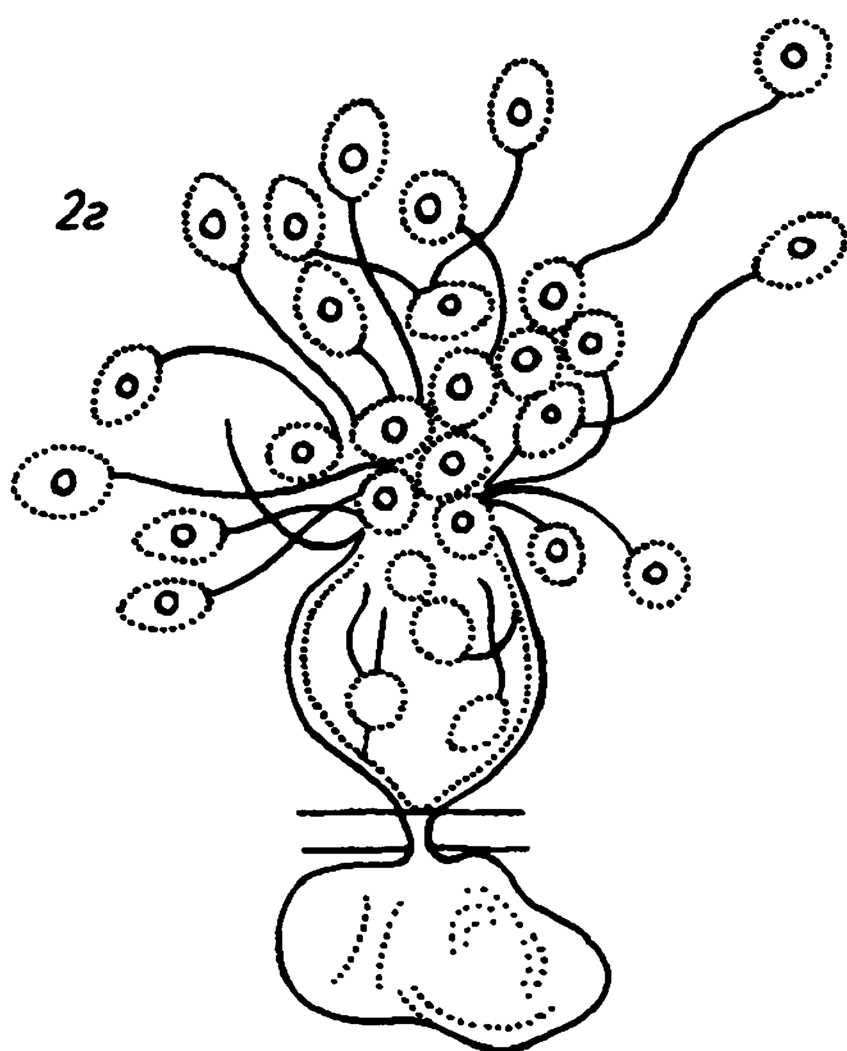
(9). **Phlyctochytrium zygnematis** (Rosen) Schroet., Engler und Prantl, Naturlichen Pflanzenfam., 1 : 79,1892. — *Chytridium zygnematis* Rosen, 1887; *Rhizidium zygnematis* (Rosen) Dang., 1889. Табл. XXV, 2.


1


2а


2б


2в


2г

Зооспорангии сидячие, иногда на ножке, шаровидные или широкояйцевидные, 15—17 мкм диам., с апикальной коронкой из 4 прямых, твердых, двувершинных зубцов, окружающих папиллу. Ризоиды хорошо развитые, разветвленные, отходящие от основания или от боковых частей шаровидной, широко-эллипсовидной или неправильной, мешковидной апофизы, 7 мкм диам.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 3—4 мкм диам., с крупной боковой, бесцветной глобулой и длиинным жгутиком, выходят из спорангия через апикальную пору компактной массой, окруженной мембраной, двигаются скачкообразно.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит на видах *Zygnema*, *Spirogyra*.

Европа (Венгрия, Франция, Германия), Южн. Америка (Куба).

## 12. Chytriomyces Karling

Amer. J. Bot., 32 : 369, 1945.

Лит.: Moore, Miller, 1971, 1973; Miller, 1977.

Таллом моноцентрический, эукарпический, состоящий из эпибиотического репродуктивного органа и эндобиотической вегетативной системы. Зооспорангий оперкулятный, формируется из тела цисты зооспоры или из ее части. Вегетативная система состоит из апофизы и ризоидов.

Зооспоры обычно с одной крупной глобулой, освобождаются из спорангия в виде компактной массы, окруженной мембраной, и проходят период роения.

Покоящиеся споры эпибиотические или экстраматрикальные, толстостенные, образуются половым путем, в результате конъюгации двух талломов через анастомоз ризоидов.

Тип рода: *Ch. aureus* Karling, 1945.

Род включает 23 вида, большинство из которых являются сапротрофами на различных субстратах, и некоторые — паразитами диатомовых водорослей.

В России известно 2 вида.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ.*

1. Зооспорангии и зооспоры бесцветные . . . . . . . 1. **Ch. hyalinus.**
— Зооспорангии и зооспоры золотисто-красные . . . . 2. **Ch. aureus.**

1. **Chytriomyces hyalinus** Karling, Amer. J. Bot., 32 : 363, 1945; *Ch. nodulatus* Haskins, 1946.

Зооспорангии шаровидные, бесцветные, гладкие, 10—60 мкм диам., крышечка апикальная или субапикальная, блюдцевидная, 8—16 мкм

---

**Таблица XXV**

*1* — *Plyctochytrium quadricorne*: зооспорангий с зубцами и апофизой; *2* — *Ph. zygnematis*: *а* — зрелый зооспорангий с зубцами и апофизой; *б* — зооспорангий с двумя апофизами и ризоидами, отходящими от интраматрикальной апофизы; *в* — зооспорангий с крупной экстраматрикальной апофизой и ножкой; *г* — выход зооспор.

диам. Апофиза, если имеется, шаровидная или веретеновидная, 3—7 мкм диам, ризоиды хорошо развитые, распространяются на расстояние до 300 мкм.

Зооспоры овальные, 3—3.5 x 5—5.5 мкм, с маленькой, бесцветной глобулой и жгутиком, 18—20 мкм длиной, выходят из спорангия после раскрытия крышечки и некоторое время роятся, окруженные тонкой мембраной.

Покоящиеся споры шаровидные, 10—20 мкм диам., овальные или удлиненные, грушевидные или слегка неправильные, с гладкой, толстой, светло-коричневой оболочкой, содержат одну крупную блестящую глобулу, окруженную несколькими мелкими, при прорастании функционируют как проспорангии.

У этого вида известен половой процесс, при котором конъюгация талломов происходит через анастомоз ризоидов. В месте слияния ризоидов образуется вздутие — зачаток покоящейся споры, в котором происходит кариогамия. Половой процесс стимулируется недостатком питательных веществ в среде.

Сапротроф в экзувиях насекомых и на других хитиновых субстратах. Европ. ч. (Лен.). — Европа, Сев. и Южн. Америка, Африка.

2. **Chytriomyces aureus** Karling, Amer. J. Bot., 32 : 363, 1945. Табл. XXVI.

Зооспорангии золотисто-красные, шаровидные или овальные, 8—40 мкм диам., с гладкой оболочкой, крышечка апикальная или субапикальная, блюдцевидная, 4—6 мкм диам. Апофиза, если присутствует, шаровидная, 3—6 мкм диам.

Зооспоры овальные, 3—3.5 x 5 мкм, с золотисто-красной, блестящей глобулой, 1.5—2 мкм диам., и жгутиком 22—25 мкм длиной, выходят из спорангия, окруженные общей мембраной и некоторое время остаются в виде шаровидной массы, постепенно начинают двигаться и роятся внутри мембранного пузыря в течение 2—30 мин., после чего мембрана пузыря разрывается и они уплывают.

Покоящиеся споры шаровидные, 6—20 мкм диам., овальные, 6—10 x 12—16 мкм, с толстой, гладкой, золотисто-коричневой оболочкой и многочисленными жировыми глобулами. При прорастании функционируют как проспорангии.

Сапротроф в экзувиях насекомых и на других хитиновых субстратах. Европ. ч. (Лен.). — Европа, Сев. Америка (США).

## 13. **Diplochytridium** Karling

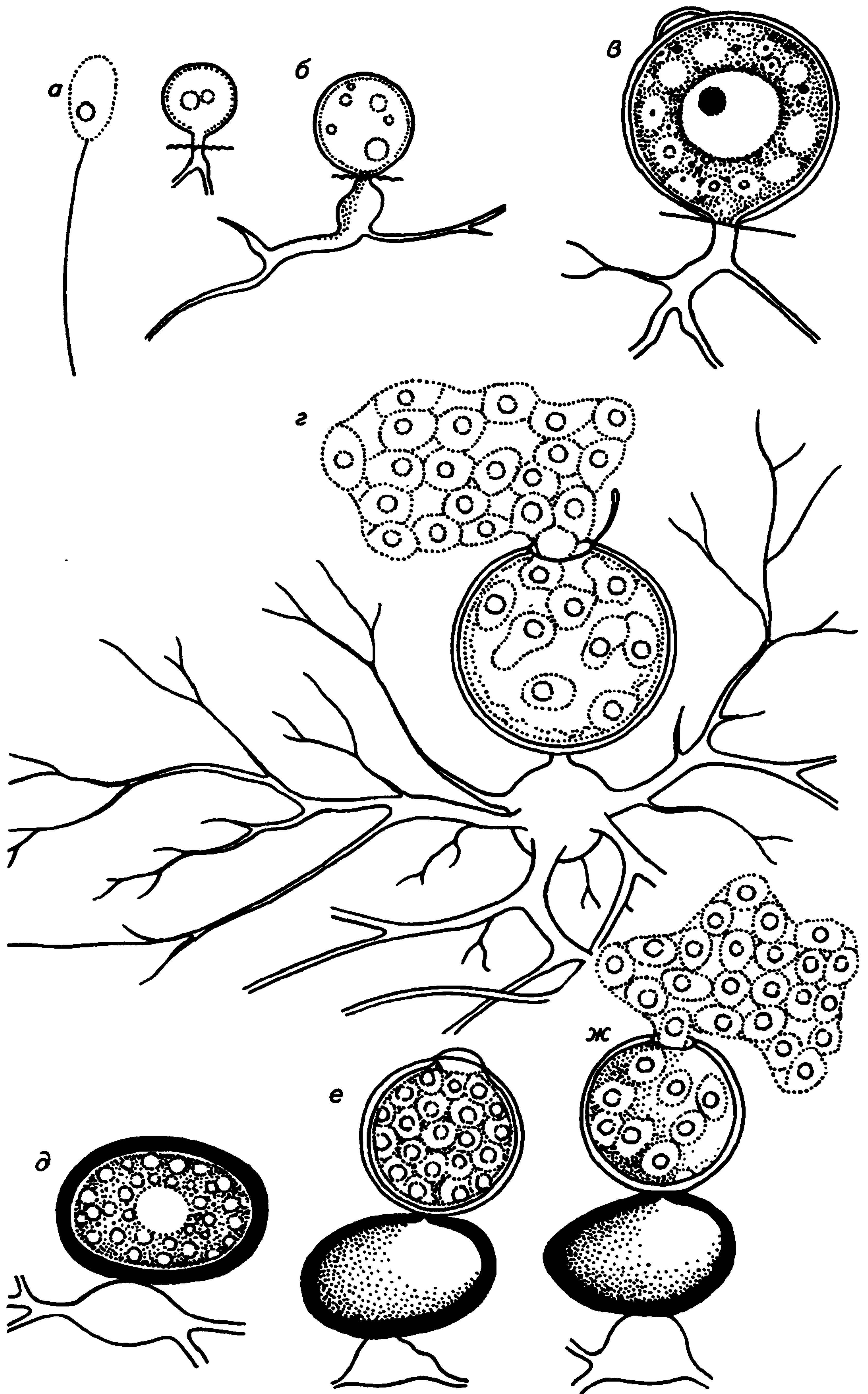
Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. Non Diplochytridium Tomaschek, 1876.

Лит.: Fott, 1950; Sparrow, Barr, 1955; Karling, 1977.

---

**Таблица XXVI**

*Chytriomyces aureus* (по: Karling, 1945): *а* — зооспора; *б* — начальные стадии развития таллома; *в* — незрелый зооспорангий с крупным первичным ядром; *г* — зрелый зооспорангий с выходящими зооспорами; *д* — зрелая покоящаяся спора; *е*, *ж* — прорастание покоящейся споры с образованием эпибиотического спорангия.


а
б
в
г
д
е
ж

Таллом эпи- и эндобиотический, зооспорангии эпибиотические, оперкулятные, формируются из эндобиотического проспорангия или апофизы. Вегетативная система состоит из апофизы и ризоидов или из одной апофизы. Развитие таллома эндо-экзогенное по отношению к цисте зооспоры: зооспора инцистируется на субстрате и образует проростковую трубку, проникающую вглубь субстрата, на ней вскоре образуется вздутие — проспорангий или апофиза. После достижения эндобиотической системой определенных размеров, протоплазма из проспорангия переходит в цисту зооспоры, которая начинает разрастаться и превращается в зооспорангий. У некоторых видов расширяется не вся циста зооспоры, а только ее часть, а другая часть остается в виде придатка на оболочке зооспорангия.

Род включает 21 вид, большая часть которых — паразиты водорослей.

В России и в сопредельных странах известно 8 видов.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Обитает на упавшей в воду пыльце высших растений, зооспорангии лимоновидные . . . . . . . . . . . . . . **3. D. citriforme.**
— Паразит водорослей из отдела *Xanthophyta* . . . . . . . . . 2.
— Паразит водорослей из отделов *Chlorophyta* и *Zygophyta* . . . . 3.
2. Паразит *Chlorobotris polychloris*, зооспорангии эллипсовидные или яйцевидные, расположенные длинной осью вдоль поверхности субстрата . . . . . . . . . . . . . . . . . **(2). D. chlorobotritis.**
— Паразит *Vaucheria sessilis*, зооспорангии обратнояйцевидные, прямостоячие, прикрепленные к поверхности субстрата цистой зооспоры . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **(1). D. ceipii.**
3. Крышечка образуется из всей верхней части зооспорангия . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **(5). D. kolianum.**
— Диаметр крышечки меньше диаметра спорангия . . . . . . 4.
4. Зооспорангии изогнутые или распростертые на субстрате . . . 5.
— Зооспорангии прямостоячие . . . . . . . . . . . . . . . 6.
5. Зооспорангии мешковидные, неравнобокие . . . **(4). D. gibbosum.**
— Зооспорангии эллипсовидные или яйцевидные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **(8). D. stellatum.**
6. Зооспорангии яйцевидные или грушевидные с выступающей апикальной папиллой . . . . . . . . . . . . . . **7. D. schenki.**
— Зооспорангии шаровидные или кувшиновидные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . **6. D. lagenaria.**

(1). **Diplochytridium ceipii** (Fott), Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. — *Chytridium ceipii* Fott, 1950. Табл. XXVII, 1.

Зооспорангии обратнояйцевидные, 35—45 x 15—21 мкм, с гладкой, бесцветной, твердой оболочкой и широкой крышечкой, 10—15 мкм диам., прикрепляются к субстрату с помощью базального шаровидного выроста (бывшей цисты зооспоры). Апофиза шаровидная, 3—5 мкм диам., соединена с базальным выростом спорангия тонким ризоидом.

Зооспоры почти шаровидные, 3—4 мкм диам., с одной боковой глобулой, выходят из спорангия по одной после отбрасывания крышечки.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит *Vaucheria sessilis*.

Европа (Чехословакия).

(2). **Diplochytridium chlorobotritis** (Fott) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. — *Chytridium chlorobotritis* Fott, 1952.

Зооспорангии эллипсовидные или яйцевидные, 12—14 x 9—10 мкм, ориентированные длинной осью вдоль поверхности субстрата. Эндобиотическая апофиза, 6—7 мкм диам., с жировой глобулой, 4 мкм диам., ризоиды отсутствуют.

Зооспоры выходят из спорангия после раскрытия крышечки, 5 мкм диам., в апикальной части спорангия.

Покоящиеся споры эндобиотические, шаровиднные, 8—10 мкм диам., с утолщенной оболочкой и жировой глобулой, 7—8 мкм диам.

Прорастание не наблюдалось.

Паразит *Chlorobotris polychloris*.

Европа (Чехословакия).

3. **Diplochytridium citriforme** (Sparrow) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. — *Chytridium citriforme* Sparrow, 1952. 9 : 68, 1952. Табл. XXVII, 2.

Зооспорангии лимоновидные, 23—26 x 13—20 мкм, сидячие, с гладкой, бесцветной оболочкой и субапикальной папиллой, 6—10 мкм диам. Эндобиотическая вегетативная система состоит из шаровидной апофизы, 10—12 мкм диам., от основания которой отходят разветвленные ризоиды.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, с одной бесцветной, центральной глобулой, выходят наружу после раскрытия крышечки и образуют временно неподвижную массу, после чего приобретают подвижность.

Покоящиесяя споры эндобиотические, шаровидные, 14—16 мкм диам., с гладкой, утолщенной, желтоватой оболочкой, прорастание не наблюдалось.

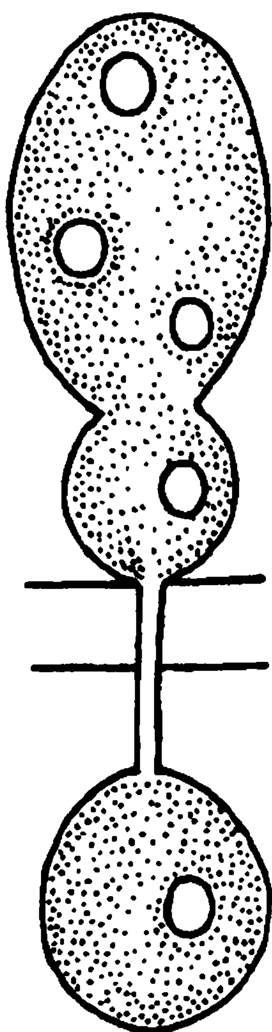
Сапротроф на упавшей в воду пыльце сосны.

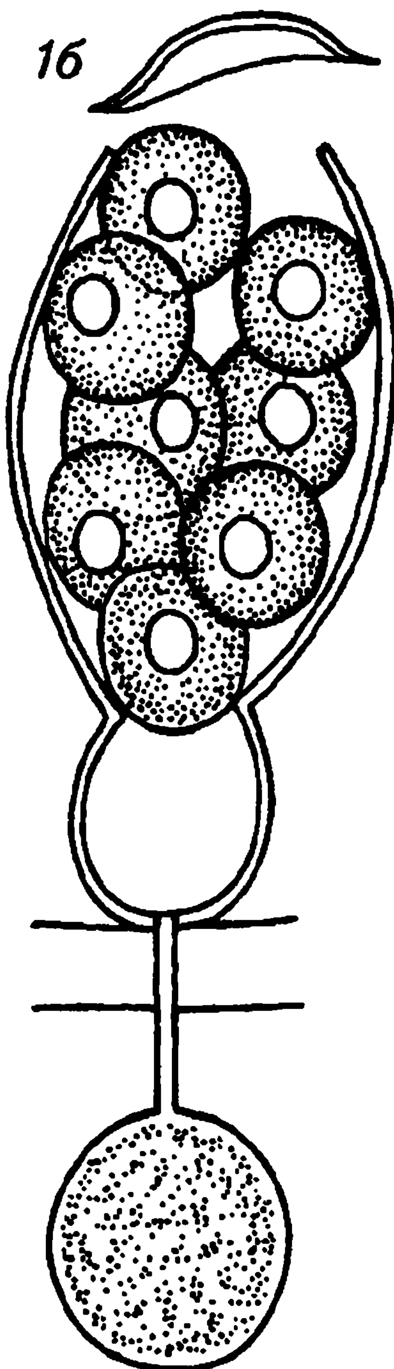
Аркт. (Мурм.). — Южн. Америка (Куба).

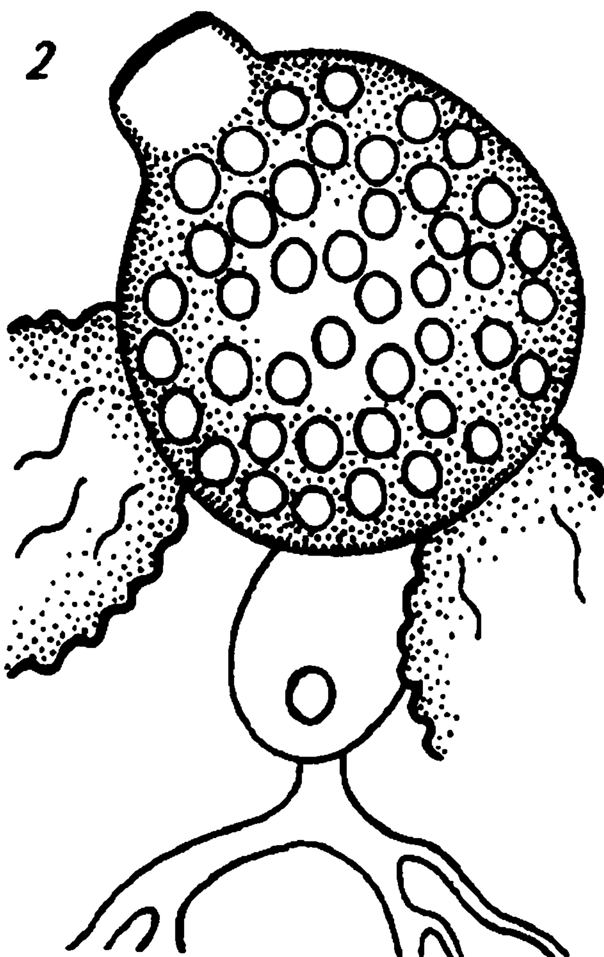
По сообщению Кузнецова (1981), этот вид был выделен на пыльцу сосны из литорального грунта Белого, Охотского и Чукотского морей, а так же из оттаявшей почвы о. Врангеля.

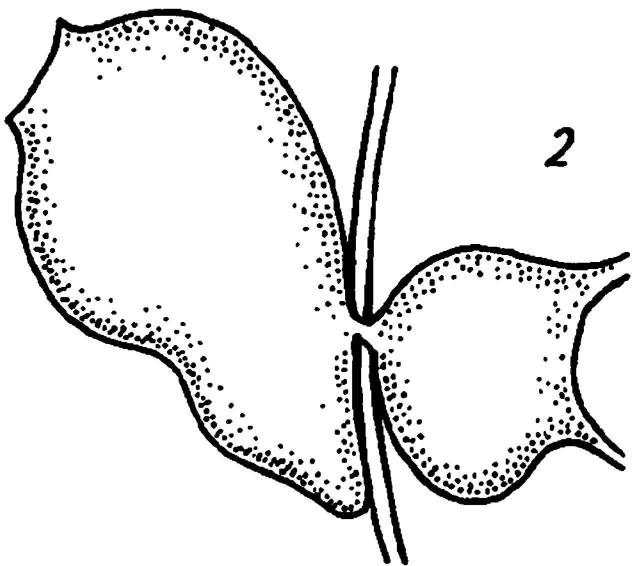
(4). **Diplochytridium gibbosum** (Scherff.) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. — *Chytridium gibbosum* Scherff., 1902. Табл. XXVII, 3.

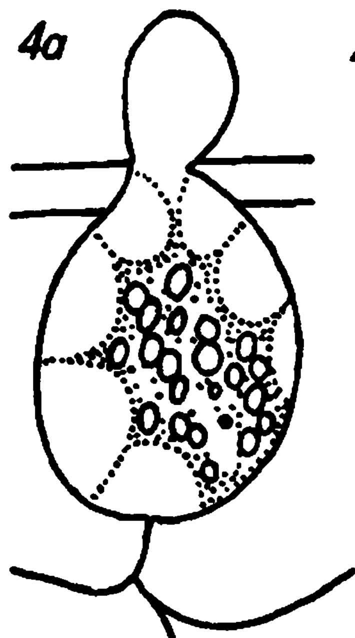
Зооспорангии мешковидные, изогнутые, неравнобокие, прямостоячие или распростертые, тонкостенные, в основании несущие полушаровидный, толстостенный остаток цисты зооспоры. Ризоиды отходят от

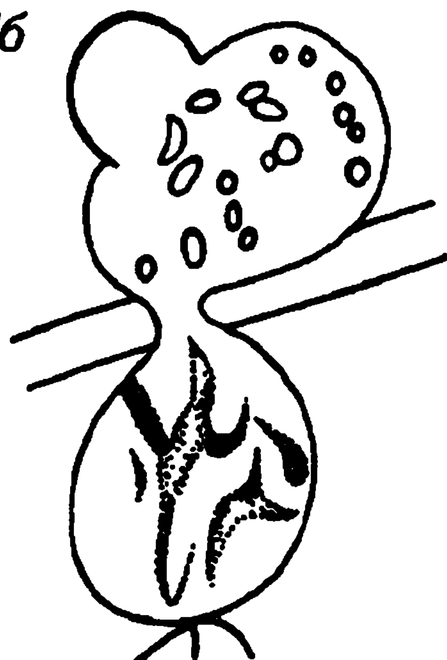

1а

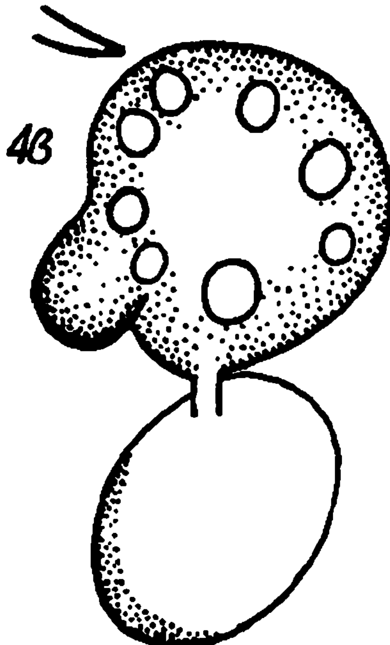

1б

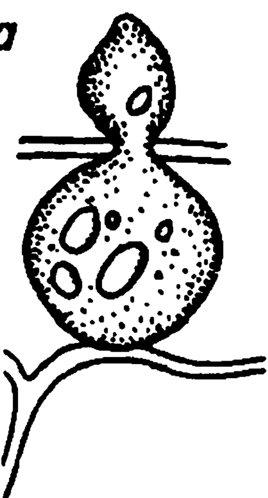

2

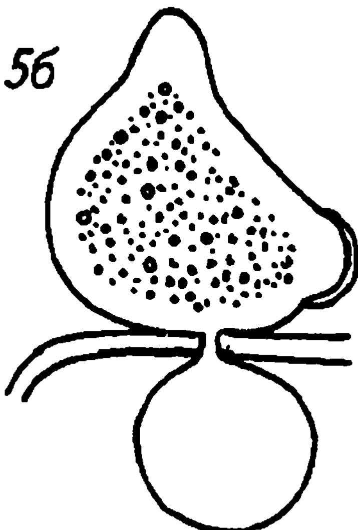

2

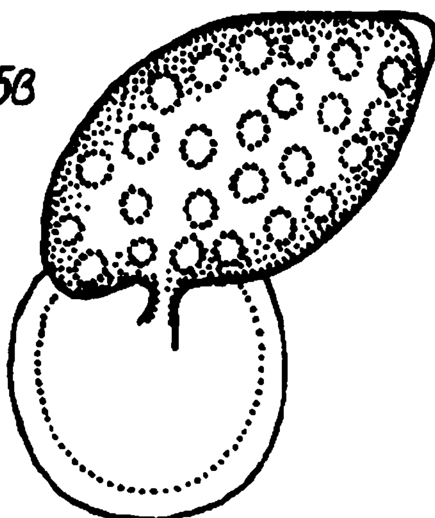

4а


4б


4в


5а


5б


5в

двух, противоположно направленных, выростов шаровидной или уплощенной эндобиотической апофизы.

Зооспоры с одной глобулой, выходят из спорангия после раскрытия слегка выпуклой крышечки, 4 мкм диам., двигаются скачкообразно.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Сапротроф на отмирающих талломах водорослей *Cladophora* sp. и *Closterium* sp.

Европа (Венгрия).

Вид близок к *D. schenkii*, но отличается от него более удлиненным и изогнутым зооспорангием.

(5). **Diplochytridium kolianum** (Domjan) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. — *Chytridium kolianum* Domjan, 1936. 27, 1936. Табл. XXVII, 4.

Зооспорангии шаровидные, субшаровидные или эллипсовидные, 17.5 мкм диам. и 12.5—20 мкм высотой, сидячий, с гладкой, тонкой оболочкой. Циста зооспоры сохраняется в виде толстостенного субапикального или латерального придатка. Разветвленные ризоиды отходят от основания эндобиотической эллипсовидной апофизы, 10—22 мкм диам. и 12.5—25 мкм высотой.

Зооспоры, 5 мкм диам., выходят наружу после раскрытия крышечки, которая образуется из всей верхней части спорангия.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Сапротроф на отмирающих талломах водорослей *Spirogyra*, *Zygnema*.
Европа (Венгрия).

Вид отличается от *D. schenkii* формой спорангия и большими размерами крышечки, а от *D. gibbosum* — более правильными очертаниями спорангия.

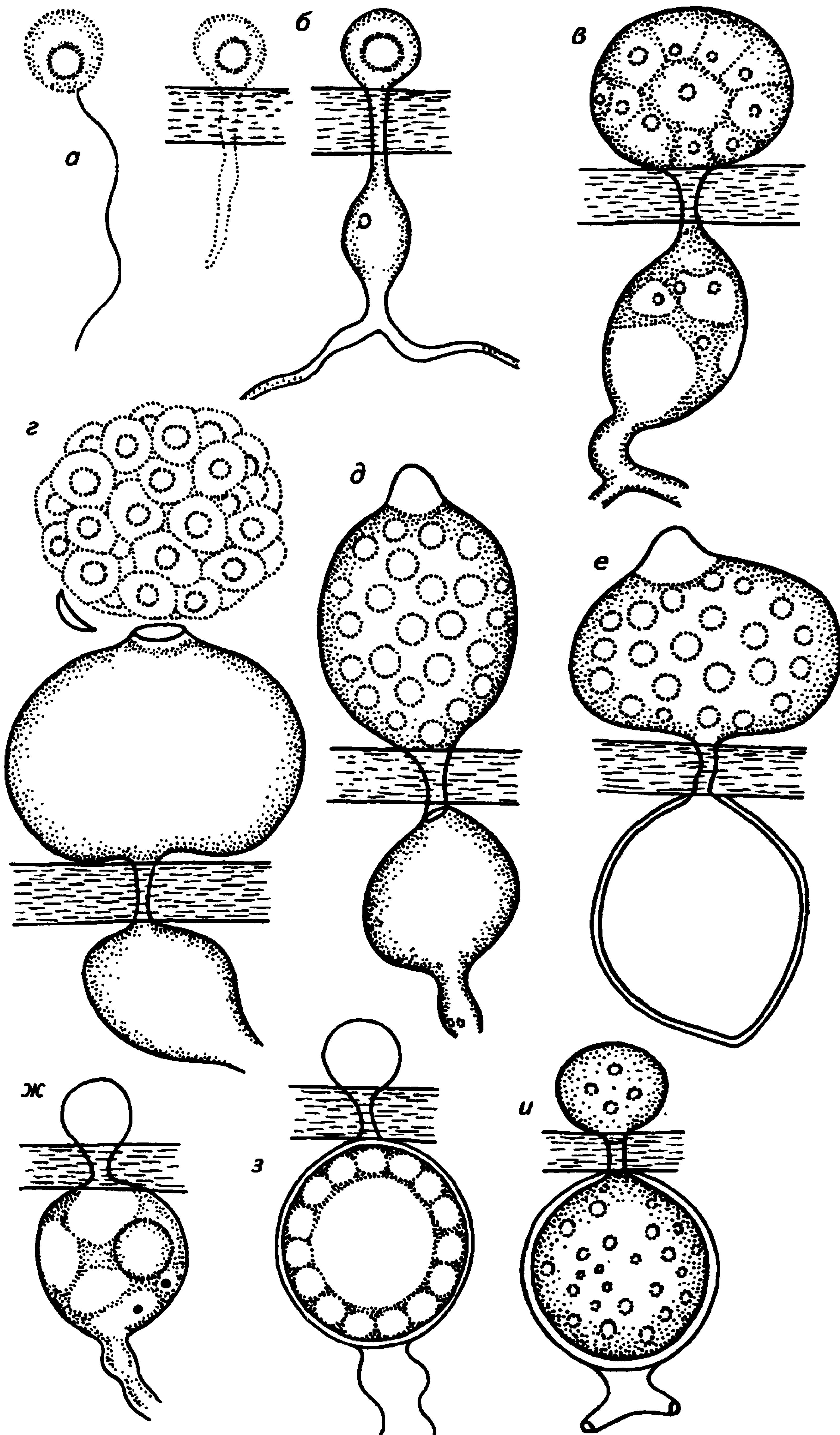
6. **Diplochytridium lagenaria** (Schenk) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 128, 1971. — *Chytridium lagenaria* Schenk, 1858; *Rhizidium lagenaria* (Schenk) Dang., 1889; *Rhizidium westii* Masse, 1891; *Phlyctochytrium westii* (Masse) de Wild., 1896. Табл. XXVIII.

Зооспорангии сидячие, шаровидные, субшаровидные, яйцевидные, кувшиновидные, широко-грушевидные, в незрелом состоянии куполообразные, различных размеров, с несколько утолщенной, гладкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды обычно толстые, до 9 мкм в диам. в основа-

---

**Таблица XXVII**

*1* — *Diplochytridium cejpi* (по: Fott, 1950): *а* — молодой зооспорангий, отпочковавшийся от цисты зооспоры; *б* — зрелый зооспорангий с крышечкой и зооспорами; *2* — *D. citriforme* (по: Sparrow, 1952): зрелый зооспорангий с пустым проспорангием на пыльце *Pinus caribaea*; *3* — *D. gibbosum* (по: Scherffel, 1926): пустой зооспорангий с проспорангием; *4* — *D. kolianum* (по: Domjan, 1936): *а* — молодой таллом с эндобиотическим крупным проспорангием и эпибиотической цистой зооспоры; *б* — молодой эпибиотический зооспорангий, отпочковавшийся от цисты зооспоры, которая расположена на нем в виде субапикального придатка; *в* — зрелый зооспорангий с сублатеральным придатком; *5* — *D. schenkii* (по: Scherffel, 1926; Sparrow, 1952): *а* — проросшая зооспора с проспорангием и ризоидами; *б* — зооспорангий с эндобиотическим проспорангием и латеральным придатком; *в* — проросшая покоящаяся спора с эпибиотическим спорангием.


а
б
в
г
д
е
ж
з
и

нии сильно разветвленные, иногда отсутствуют, имеют одну основную ось ветвления, отходящую от шаровидной, веретеновидной или трубчатой апофизы различных размеров.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 3—5.5 мкм диам., с бесцветной глобулой и жгутиком, 20 мкм длиной, выходят через широкую апикальную пору, возникающую при раскрытии выпуклой, гладкой крышечки, образуют временно неподвижную массу у выхода из спорангия, двигаются плавно, иногда амебоидно.

Покоящаяся спора шаровидная или яйцевидная, 18—30 мкм диам., с гладкой, бесцветной оболочкой, 2—3 мкм толщ., содержит одну крупную, бесцветную глобулу, ризоидальная система такая же, как у спорангия. При прорастании образуется эпибиотический шаровидный, яйцевидный или утолщенный спорангий.

Паразит водорослей из родов *Nitella*, *Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria*, *Oedogonium*, *Rhizoclonium*.

Европ. ч. (Мурм., Белое море). — Украина.

В России обнаружен как сапротроф на целлюлозных приманках в пресной и солоноватой воде (Милько, 1965; Артемчук, 1974).

7. **Diplochytridium schenkii** (Schenk) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 218, 1971. — *Chytridium schenkii* (Schenk) Scherffel, 1926; *Rhizidium intestinum* Schenk pro parte, 1858; *Rhizidium schenkii* Dang., 1886; *Phlyctochytrium schenkii* (Dang.) de Wild., 1896. Табл. XXVII, 5.

Зооспорангии варьируют по форме, яйцевидные, эллипсовидные, грушевидные, прямостоячие или распростертые, 10 x 15 мкм, с выступающей апикальной папиллой, покрытой гладкой, выпуклой крышечкой, 3 мкм диам., и латеральным или базальным полушаровидным придатком (остатком цисты зооспоры). Ризоиды хорошо развитые, разветвленные, проходящие через несколько клеток хозяина, иногда экстраматрикальные, отходящие от основания эндобиотической шаровидной апофизы, 8—10 мкм диам.

Зооспоры шаровидные, 2—3 мкм диам., с бесцветной боковой глобулой, выходят наружу после раскрытия крышечки спорангия и образуют временно неподвижную массу, окруженную тонкой мембраной.

Покоящиеся споры эндобиотические, шаровидные, 10 мкм диам., бесцветные, с толстой, гладкой оболочкой и блестящим маслянистым содержимым, по-видимому, без ризоидов. При прорастании образуют сидячий, эпибиотический, узко-эллипсовидный, прямостоячий или распростертый спорангий, 15 x 10 мкм, с гладкой, тонкой оболочкой и апикальной крышечкой, 3 мкм диам. В нем развиваются шаровидные зооспоры, 2 мкм диам., с одной глобулой и жгутиком 10 мкм длиной.

---

**Таблица XXVIII**

*Dilochytridium lagenaria* (по: Karling, 1936): *а* — зооспора; *б* — две последовательные стадии прорастания зооспоры; *в* — эпибиотический зооспорангий и эндобиотический проспорангий; *г* — пустой зооспорангий с вышедшими зооспорами; *д*, *е* — зрелые зооспорангии с апикальной папиллой; *ж*, *з*, *и* — стадии формирования эндобиотической покоящейся споры.

Паразит на оогониях, ооспорах и вегетативных клетках водорослей из родов *Oedogonium*, *Closterium*, *Bulbocchaete*, *Spirogyra*, *Zygnema*, *Cladophora*.

Европ. ч. (Лен.) — Латвия. — Европа.

(8). **Diplochytridium stellatum** (H.E. Petersen) Karling, Arch. f. Microbiol., 76 : 218, 1971. — *Chytridium stellatum* (H.E.Petersen) Koch, 1951; *Phlyctochytrium stellatum* H.E.Petersen, 1910. Табл. XXIX.

Зооспорангий эпибиотический, сидячий, распростертый на оболочке клетки хозяина, основная часть спорангия тонкостенная, образуется как вырост из цисты зооспоры, которая смещается латерально и становится частью спорангия. Тонкостенная часть спорангия субшаровидная, эллипсовидная, яйцевидная или несколько неправильная, 5—45 мкм длиной и 4—27 мкм шириной, с гладкой оболочкой, разрушающейся после выхода зооспор и широкой выпуклой папиллой, не имеющей определенную локализацию на спорангии. Апофиза эндобиотическая, шаровидная или веретеновидная, 6—15 мкм диам., соединяется с цистой зооспоры проростковой трубкой, 0.5—1.5 мкм диам., и сохраняется после опустошения зооспорангия, ризоиды отходят от основания апофизы, ветвящиеся, с тупыми концами, иногда экстраматрикальные.

Покоящиеся споры, по-видимому, формируются бесполым путем, из интраматрикального вздутия на конце проростковой трубки, шаровидные, 11—26 мкм диам., с двуслойной, бесцветной оболочкой, наружный слой покрыт многочисленными булавовидными, прямыми или изогнутыми наростами, до 6 мкм длиной, содержат одну крупную, жировую глобулу, окруженную более мелкими. Прорастание не наблюдалось.

Паразит водорослей из родов *Spirogyra* и *Zygnema*.

Европа (Венгрия, Дания), Сев. Америка (США).

## 14. Chytridium Braun

Betrachtungen über die Erscheinung der Verjungung in der Natur : 198. Leipzig, 1851; Monatsber. Berlin Akad. : 387, 1855.

Лит.: Karling, 1971, 1977.

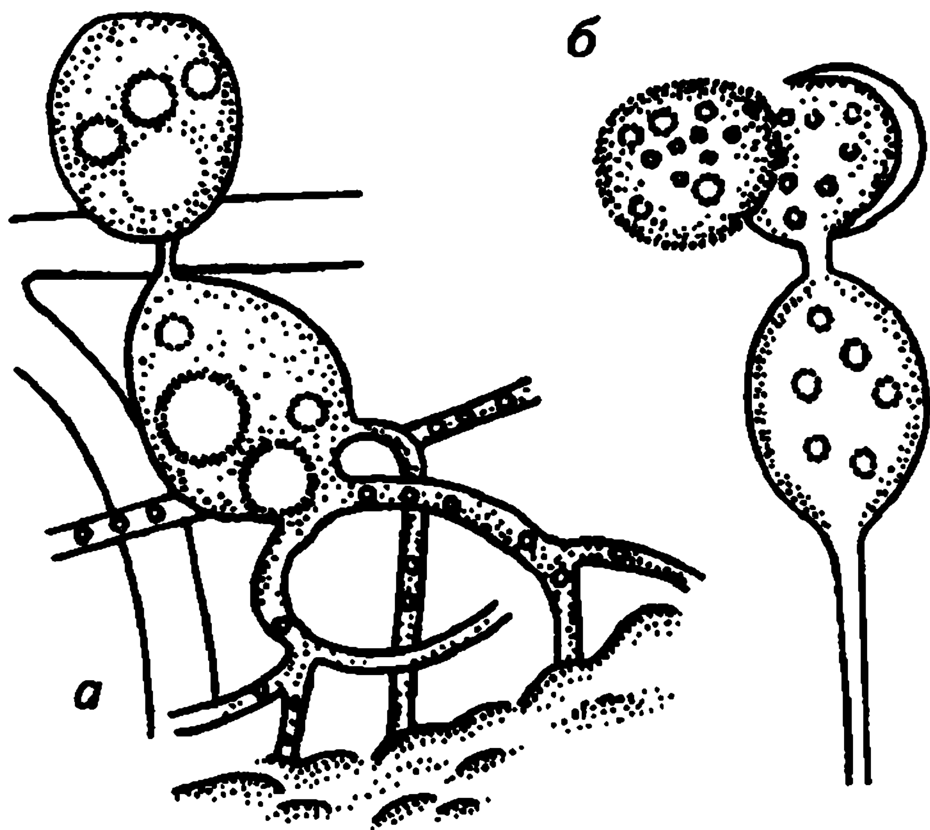
Таллом эпи- и эндобиотический, моноцентрический, эукарпический, зооспорангии эпибиотические, сидячие или на ножке, оперкулятные, образуются из тела цисты зооспоры (эндогенный по отношению к цисте тип развития). Эндобиотическая вегетативная система имеет вид гаустория или ризоидов, отходящих от одной точки основания спорангия.

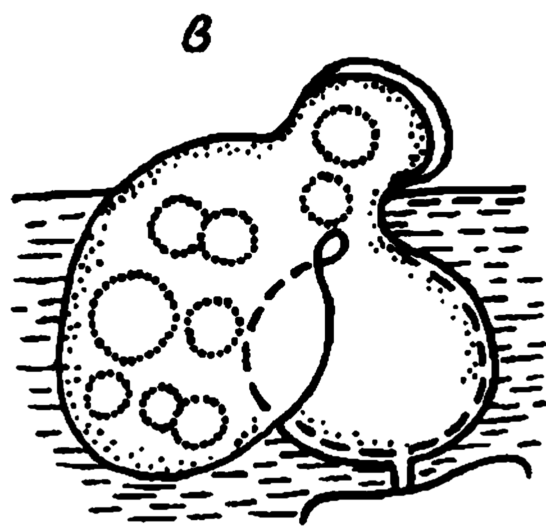
Зооспоры с одной жировой глобулой.

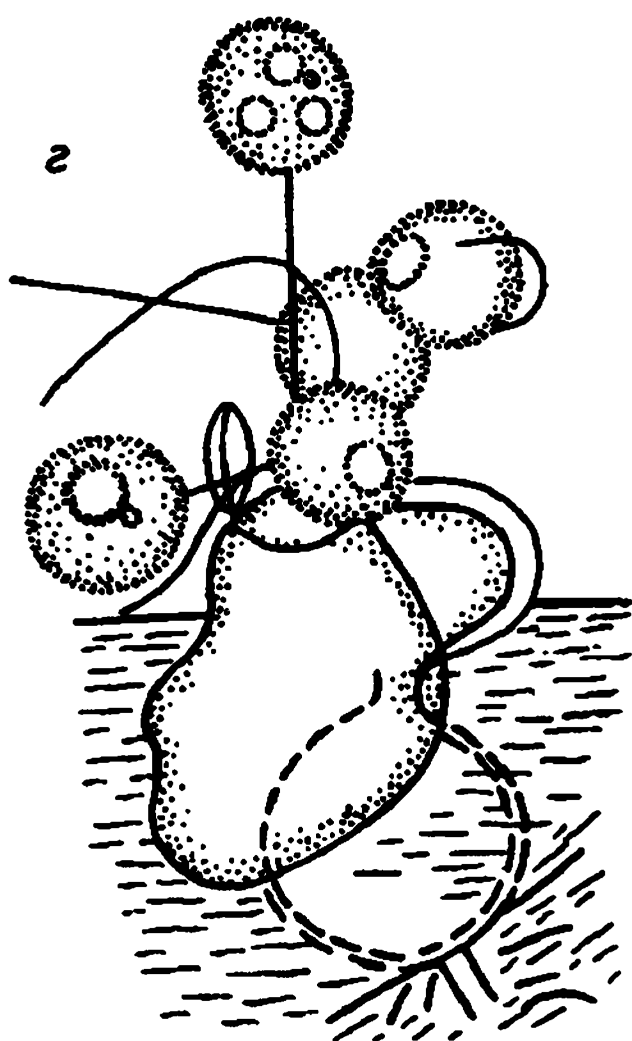
---

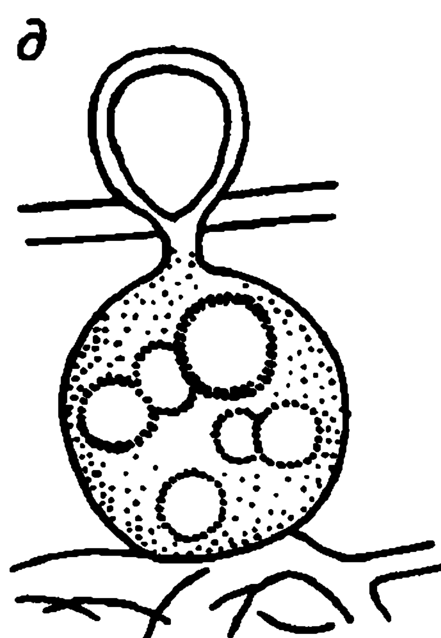
**Таблица XXIX**

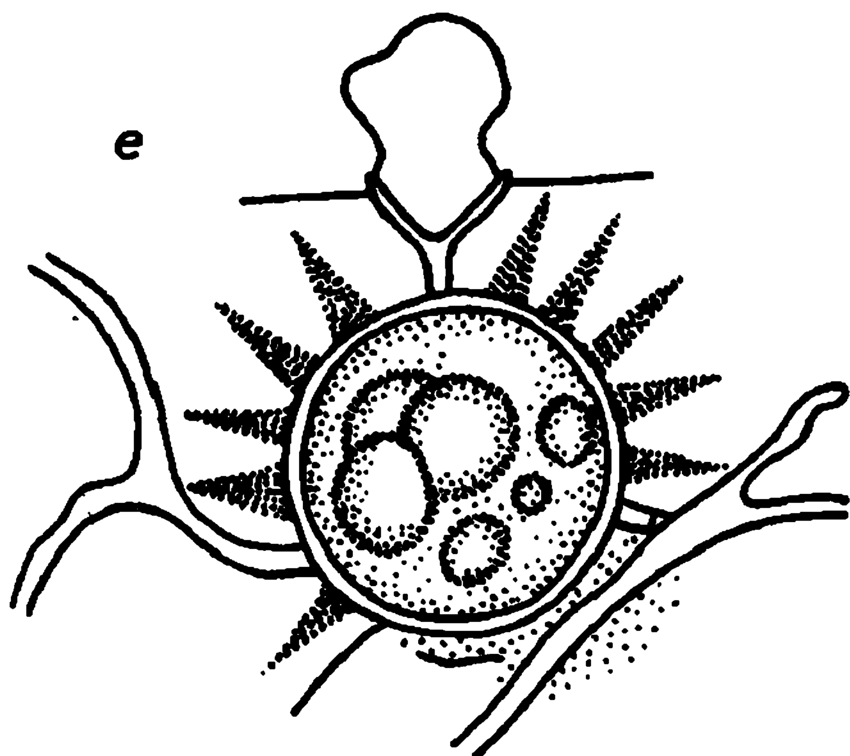
*Diplochytridium stellatum* (по: Koch, 1951): *а* — молодой таллом с апофизой и ризоидами; *б* — зооспорангий, отпочковывающийся от цисты зооспоры; *в* — зрелый зооспорангий с пустым проспорангием; *г* — пустой зооспорангий с открытой крышечкой и вышедшими зооспорами; *д* — начальная стадия образования покоящейся споры; *е* — молодая покоящаяся спора; *ж* — зрелая покоящаяся спора.

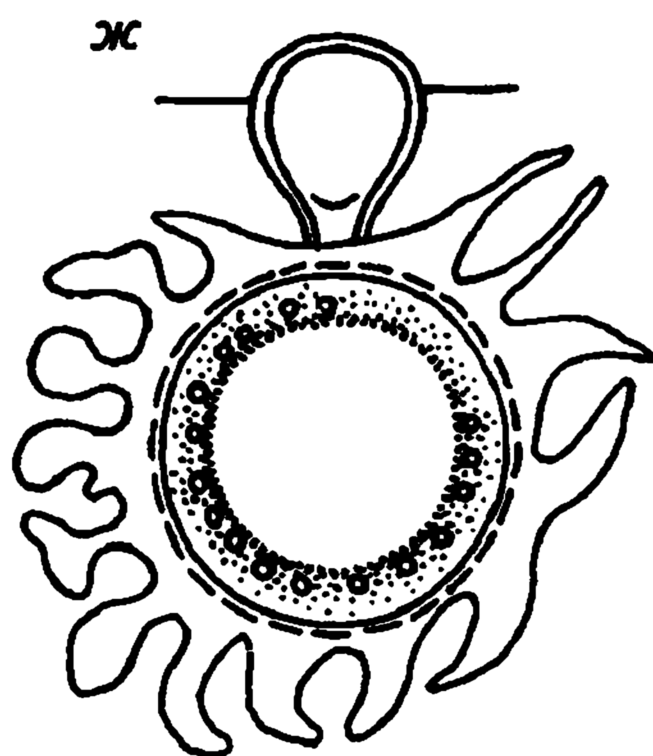

а


б
в


г


д


е


ж

Покоящиеся споры эндобиотические, толстостенные, формируются половым или бесполым путем, при прорастании образуют эпибиотический, оперкулятный зооспорангий.

Тип рода: *Ch. olla* Braun, 1851.

Данный диагноз соответствует концепции рода, предложенной Карлингом (Karling, 1971), который для видов *Chytridium* с апофизой и эндо-экзогенным типом развития таллома основал новый род *Diplochytridium*. В таком объеме род включает 25 видов, паразитирующих на водорослях, грибах и простейших.

В России и сопредельных странах известно 8 видов.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Паразит на зооспорангиях *Rhizophydium* . . . . 1. Ch. rhizophydii.
— Паразит водорослей . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
2. Паразит на *Tribonema bombicina* . . . . . . . . . . . . 3.
— На других водорослях . . . . . . . . . . . . . . . . 4.
3. Зооспорангии до 40 мкм высотой, узкогрушевидные, с двумя зубцами на вершине . . . . . . . . . . . . . . (2). Ch. conferva.
— Зооспорангии до 14 мкм высотой, узко-грушевидные, без зубцов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (3). Ch. lagenula.
4. Паразит диатомовых водорослей, зооспорангии обратно-грушевидные, на ножке . . . . . . . . . . . . . . (4). Ch. versatile.
— На других водорослях . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5.
5. На *Oedogonium*, *Bulbochaeta* и других представителях *Chlorophyta* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6.
— На *Zygnema*, *Spirogyra*, *Mougeotia* и других представителях *Zygophyta* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. Ch. sphaerocarpum.
6. Зооспорангий цилиндрический, с пучком волосков на вершине . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (6). Ch. chaetophylum.
— Зооспорангий яйцевидный или урновидный, до 100 мкм высотой, с конусовидной крышечкой . . . . . . . . . . . 7. Ch. olla.
— Зооспорангий яйцевидный или урновидный, до 17 мкм высотой, с конусовидной крышечкой, имеющей сильно оттянутую вершину . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8. Ch. acuminatum.

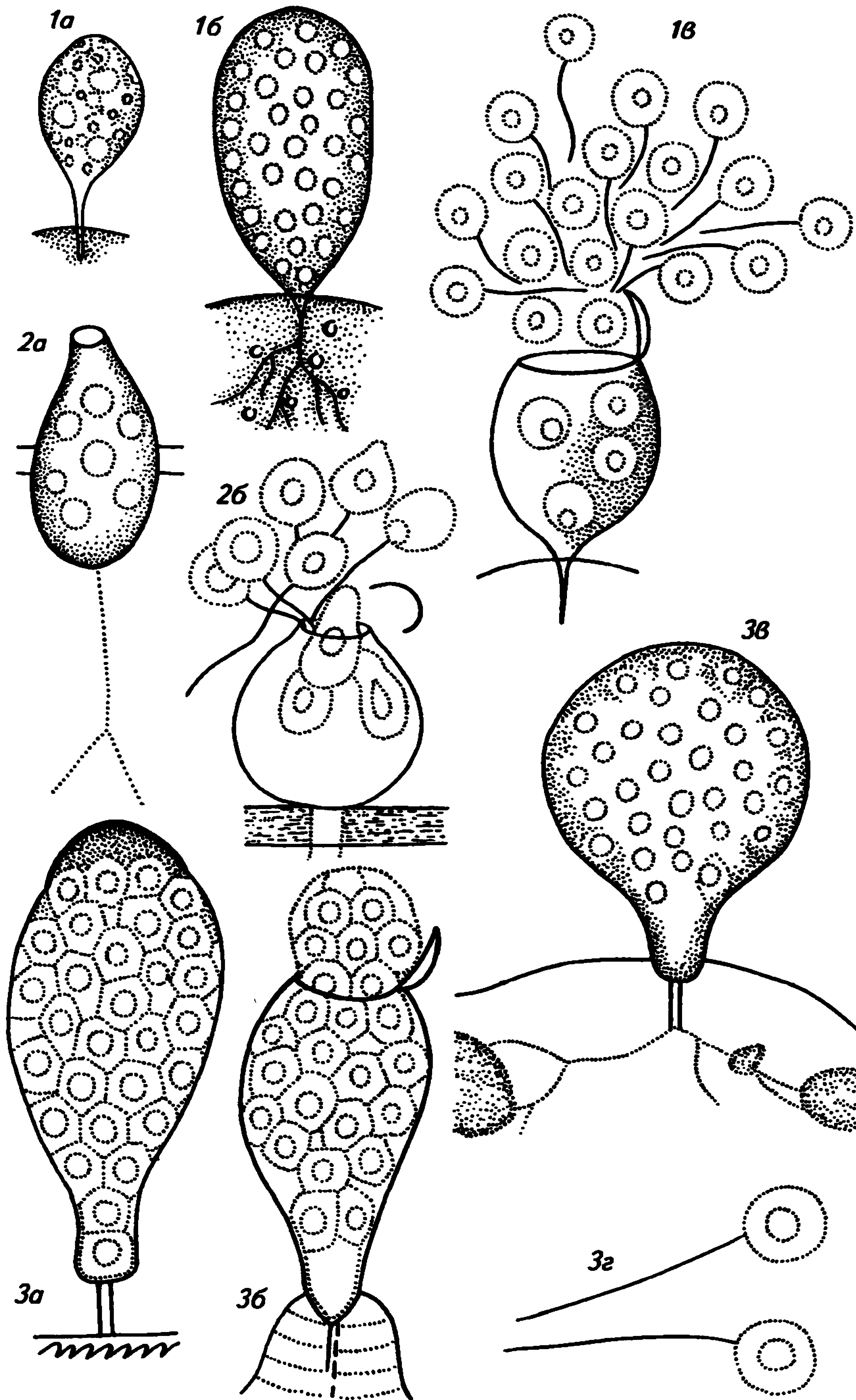
1. **Chytridium rhizophydii** Karling, Mycologia, 40 : 333, 1948. Табл. XXX, 1.

Зооспорангии эпибиотические, цилиндрические или булавовидные, 10—15 х 15—20 мкм, с гладкой, бесцветной оболочкой и широкой крышечкой, 6—10 мкм диам., которая остается прикрепленной к спорангию

---

**Таблица XXX**

*1* — *Chytridium rhizophydii* (по: Karling, 1948): *а* — молодой таллом; *б* — зрелый зооспорангий; *в* — выход зооспор; *2* — *Ch. sphaerocarpum* (по: Sparrow, 1933): *а* — узко-грушевидный спорангий с нитевидным ризоидом на *Spirogyra* sp.; *б* — выход зооспор; *3* — *Ch. versatile* (по: Scherffel, 1926; Sparrow, 1933): *а* — зрелый зооспорангий с короткой ножкой на *Cymatopleura solea*; *б* — начало выхода зооспор из зооспорангия; *в* — крупный зооспорангий с короткой ножкой и разветвленными ризоидами на *Navicula* sp.; *г* — зооспоры.


1а
1б
1в
2а
2б
3в
3а
3б
3г

после выхода зооспор. Ризоид, отходящий от основания спорангия; очень тонкий, слегка разветвленный.

Зооспоры шаровидные, 2—2.5 мкм диам., с маленькой, бесцветной глобулой, начинают двигаться внутри спорангия, после раскрытия крышечки выходят наружу по одной и сразу уплывают.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит на видах *Rhizophydium*.

Европ. ч. (Лен.). — Сев. Америка (США).

(2). **Chytridium conferva** (Wille) Minden, Kryptogamenfl. Mark Brandenburg, 5 : 368, 1911. — *Rhizidium confervae* Wille, 1899; *Phlyctochytrium confervae* (Wille) Lemmerman, 1901.

Зооспорангии сидячие, реже на короткой изодиаметрической ножке, широко- или узко-яйцевидный, 18—40 мкм высотой, 15—32 мкм диам., с утолщенной вершиной, на которой расположены два слегка вогнутых, острых зубца, 6 мкм высотой и 2—4 мкм шириной в основании. Апофиза широко-веретеновидная, 7—15 мкм диам. и 3—6 мкм высотой, от нее отходят изодиаметрические, неветвящиеся, реже ветвящиеся ризоиды, 2—2.5 мкм диам., очень длинные, проникающие через несколько клеток хозяина, у которых они вызывают утолщение поперечных перегородок.

Зооспоры шаровидные, 5 мкм диам., с бесцветной боковой глобулой, освобождаются при раскрытии выпуклой, круглой крышечки, 10—12 мкм диам., и выходят компактной, округлой, временно неподвижной массой, двигаются с помощью жгутика прерывисто, иногда амебоидно.

Покоящиеся споры не известны.

Паразит на *Tribonema bombicina*.

Европа (Венгрия, Великобритания, Германия), Сев. Америка (США).

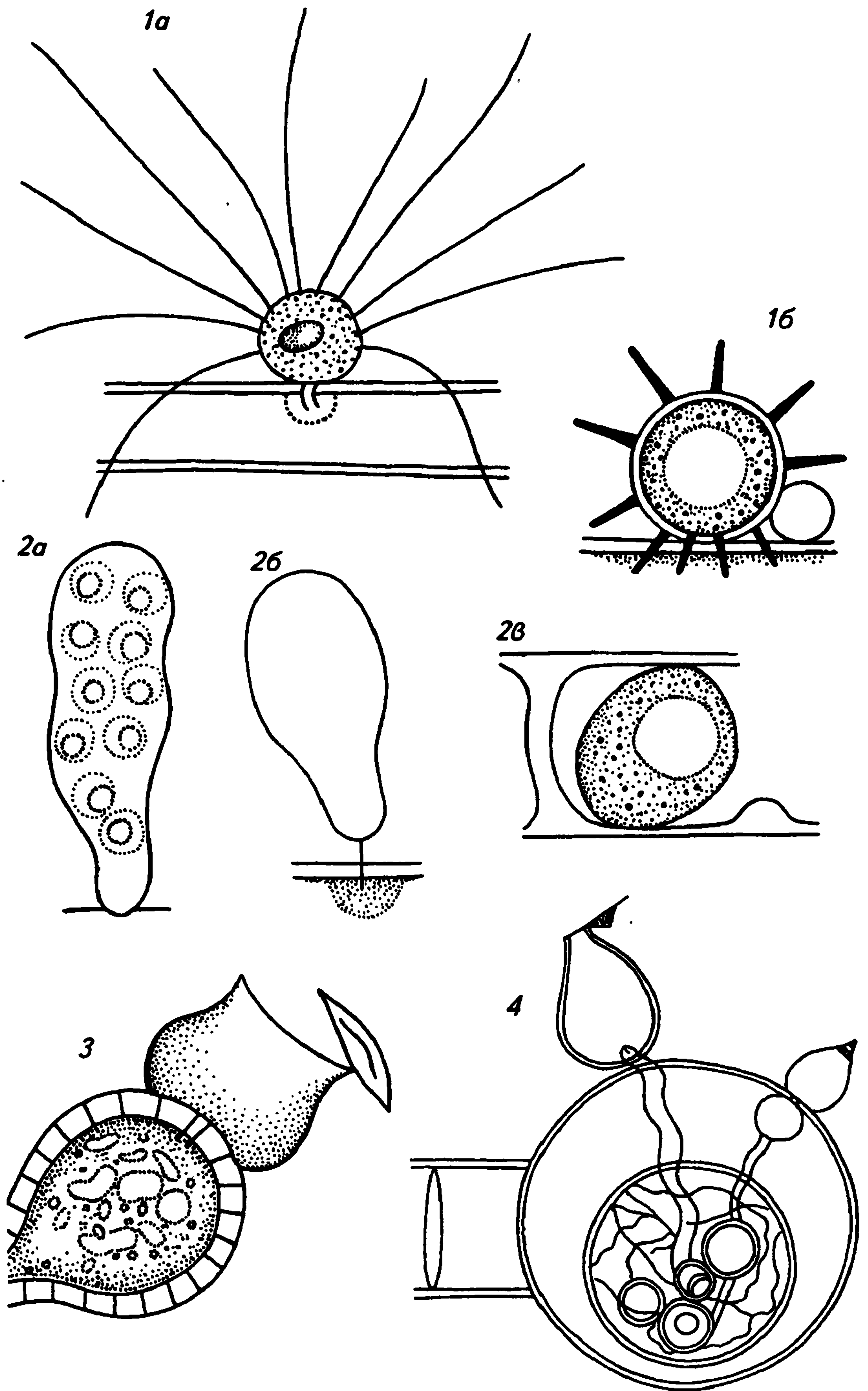
(3). **Chytridium lagenula** Braun pro parte, Abhandl. Berlin. Akad. : 31, 1855.(sensu resent. Scherffel, Arch. Protistenk., 54 : 195, 1926.); *Phlyctidium lagenula* (Braun) Rab., 1868; *Rhizophydium lagenula* (Braun)Fischer, 1892. Табл. XXXI, 2.

Зооспорангии сидячие или на тонкой, короткой, экстраматрикальной ножке, узко-грушевидные с закругленной вершиной, прямые или слегка изогнутые, с тонкой, гладкой оболочкой, варьируют в размерах от 12—14 x 5—6 мкм до 7 x 4 мкм. Ризоидальная система плохо просматривается, так как проникновение ризоида через оболочку хозяина вызывает раневую реакцию клетки — отложение плотного вещества изнутри оболочки.

---

**Таблица XXXI**

*1* — *Chytridium chaetophylum* (по: Scherffel, 1926): *а* — зооспорангий с длинными волосками на поверхности клетки *Bulbochaete* sp.; *б* — покоящаяся спора с прикрепленной мужской клеткой; *2* — *Ch. lagenula* (по: Scherffel, 1926): *а* — зрелый зооспорангий с зооспорами; *б* — зооспорангий с тонкой базальной ножкой, проникающей через оболочку хозяина; *в* — покоящаяся спора в клетке *Tribonema bombycina*; *3* — *Ch. lateoperculatum* (по: Scherbfel, 1926): урновидный зооспорангий на зооцисте *Vampyrella pendula*; *4* — *Ch. olla* (по: Сербинов, 1907) — зооспорангии на зооспоре *Oedogonium*.


1а
1б
2а
2б
2в
3
4

Зооспоры немногочисленные, шаровидные, с одной глобулой, выходят после раскрытия выпуклой крышечки, 4 мкм диам., и некоторое время остаются неподвижными, затем уплывают.

Покоящиеся споры эндобиотические, широко-яйцевидные или шаровидные, 6—8 x 5 мкм, с толстой гладкой оболочкой и крупной, бесцветной, сдвинутой от центра жировой глобулой, 4 мкм диам.

Прорастание не наблюдалось.

Паразит на *Tribonema bombicina*.

Европа (Венгрия, Германия), Сев. Америка (США).

(4). **Chytridium versatile** Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 177, 1926; *Ch. versatile* var. *acaulis* Canter, 1947. Табл. XXX, 3.

Зооспорангии обратно-грушевидные, сужающиеся в основании, на тонкой, короткой (3.5 мкм длиной), экстраматрикальной ножке, с гладкой, бесцветной, тонкой или слегка утолщенной оболочкой, в размерах сильно варьируют, крупные экземпляры — 15—25 x 30—40 мкм, мелкие — 5 x 8 мкм. Ризоиды очень тонкие, разветвленные, отходят от основания ножки.

Зооспоры шаровидные, 3—5 мкм в диам., с довольно крупной, бесцветной глобулой и длинным жгутиком, выходят из спорангия после раскрытия апикальной, гладкой, выпуклой крышечки, 8—10 мкм диам., компактной массой, окруженной мембраной, проходят период неподвижности и затем уплывают.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит диатомовых водорослей из родов *Cymatopleura*, *Melosira*, *Navicula*, *Synedra*, *Tabellaria*, *Nitzchia*.

Европа (Венгрия, Великобритания, Швеция), Сев. Америка (США).

Вид приспособлен к паразитированию на движущихся хозяевах, ножка спорангия способна изгибаться, так что спорангий меняет угол наклона и остается прикрепленным к хозяину при прохождении его через узкое пространство.

5. **Chytridium sphaerocarpum** Dang., Le Botaniste, 2 : 244, 1890—91. Табл. XXX, 2.

Зооспорангии сидячие, грушевидные, обычно асиметричные, 8—18 мкм длиной и 7—8 мкм диам., с выступающей апикальной папиллой, покрытой тонкой, выпуклой крышечкой, 3—5 мкм диам. Ризоид тонкий, длинный, разветвленный на конце или неразветвленный.

Зооспоры шаровидные, 2.5—5 мкм диам., с бесцветной глобулой и длинным жгутиком, уплывают сразу после раскрытия крышечки спорангия.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит зеленых водорослей из родов *Zygnema*, *Spirogyra*, *Stigeoclonium*, *Mougeotia*, *Cladophora*.

Европ. ч. (Лен.) — Украина. — Европа (Венгрия, Великобритания, Франция).

6. **Chytridium chaetophilum** Scherff., Arch. Protistenk., 53 : 45, 1925. Табл. XXXI, 1.

Зооспорангии колбасковидные, широко-овальные в поперечном сечении, 9—11 мкм длиной, 6 мкм диам., с тонкой, бесцветной оболочкой, в верхней части несущей пучок длинных, тонких, твердых волосков. От основания спорангия отходит гаусторий в виде короткой трубочки, проникающей через оболочку хозяина.

Зооспоры шаровидные, 2—3 мкм в диам. с крупной, бесцветной, жировой глобулой, освобождаются при ослизнении и разрушении базальной части спорангия или с силой выбрасываются из спорангия, некоторое время после выхода из спорангия остаются в виде неподвижной массы, затем начинают скачкообразно двигаться.

Покоящиеся споры эпибиотические, сидячие, почти шаровидные, 5—8 мкм диам., с двухслойной толстой оболочкой, образующей короткие палочковидные выросты, зернистым содержимым и крупной, до 5 мкм диам., жировой глобулой. Образуются половым путем, мужская клетка шаровидная, гладкая, тонкостенная, 2—3 мкм диам., прикреплена к поверхности споры латерально.

На волосках видов *Bulbochaete* и *Oedogonium*.

Европ. ч. (Моск.) — Украина. — Европа (Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (США).

Систематическое положение этого вида не достаточно определенно. По способу выхода зооспор и наличию эпибиотических покоящихся спор этот вид скорее следует отнести к роду *Rhizophydium*. У американских и британских изолятов выход зооспор не наблюдался, поэтому характер раскрытия зооспорангия не был уточнен.

7. **Chytridium olla** Braun, Betrachtungen über die Erscheinung der Verjungung in der Natur : 198, Leipzig, 1851; Abhandl. Berlin Akad.: 23, 1855; *Euchytridium olla* (Braun) Sorokin, 1883. Табл. XXXI, 4.

Зооспорангии сидячие, реже на ножке, яйцевидные или урновидные, 120—100 мкм высотой, 10—55 мкм в диам., с гладкой, бесцветной оболочкой, апикальную пору закрывает конусовидная крышечка, 7—14 мкм диам. Эндобиотическая ризоидальная система состоит из широкоцилиндрической апофизы, иногда септированной, и отходящих от нее разветвленных ризоидов.

Зооспоры многочисленные, до нескольких сотен в спорангии, шаровидные, 3.3—5 мкм диам., с бесцветной жировой глобулой и длинным жгутиком, выходят из спорангия по одной или группой, заключенной в слизистый матрикс, и остаются некоторое время неподвижными, двигаются с помощью жгутика скачкообразно или амебоидно.

Покоящиеся споры эндобиотические, шаровидные или грушевидные, с толстой, гладкой оболочкой и одной крупной жировой глобулой, при прорастании формируют эпибиотический зооспорангий с крышечкой.

Паразит на оогониях и ооспорах видов *Oedogonium*.

Европ. ч. (Лен.) — Грузия, Киргизия (оз. Иссык-Куль) — Европа (Германия, Великобритания), Азия (Япония, Индия), Сев. Америка (США).

Этот вид является не только типом рода, но и первым представителем хитридиомицетов, получившим научное описание как самостоятельный организм.

9. **Chytridium acuminatum** Braun, Monatsber. Berlin Akad.: 29, 1855.

Зооспорангии сидячие, яйцевидные или грушевидные, 17 мкм высотой, крышечка спорангия конусовидная с сильно оттянутой вершиной, оболочка гладкая, бесцветная.

Покоящиеся споры шаровидные, эндобиотические, с толстой гладкой оболочкой и одной жировой глобулой.

На оогониях *Oedogonium rothii* и *O. echinospermum*, диатомовых водорослях, зигоспорах *Mougeotia* sp.

Европ. ч. (Татарстан) — Европа (Германия, Франция).

## 15. **Rhizophlyctis** Fischer

Rabenhorst Kryptogamen-Fl., 1 : 119, 1892, (sensu recent) Minden, Kryptogamenfl. Mark Brandenburg, 5 : 374, 1911.

Лит.: Karling, 1977; Dogma, 1974a.

Таллом моноцентрический, эпибиотический состоит из репродуктивного органа и ветвящихся ризоидов, отходящих от нескольких точек поверхности спорангия. Зооспорангий иноперкулятный, с одной или несколькими папиллами.

Зооспоры с одной глобулой, выходят из спорангия, окруженные слизистым матриксом, который постепенно истончается в мембрану, после разрыва которой зооспоры освобождаются.

Покоящиеся споры образуются бесполым путем, расположены так же как спорангии, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *R. mastigotrichis* (Nowak.) Fischer.

Род включает виды, являющиеся почвенными сапротрофами, паразитами зеленых и диатомовых водорослей.

В России найдено 2 вида.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Зооспорангии, зооспоры и покоящиеся споры окрашены в оранжевый или коричневый цвет . . . . . . . . . . . . 1. **R. petersenii.**
— Зооспорангии и зооспоры бесцветные . . . . . . . . . . . 2.
2. Верхушка зооспорангия оттянута в виде трубочки, через которую выходят зооспоры . . . . . . . . . . . . 2. **Rh. mastigotrichis.**
— Зооспорангии без выводных трубочек, зооспоры выходят через широкую пору . . . . . . . . . . . . . . . (3). **Rh. harderi.**

1. **Rhizophlyctis petersenii** Sparrow, Proc. Amer. Phil. Soc., 78 : 48, 1937. Табл. XXI, 2.

Зооспорангии шаровидные, 50—79 мкм диам., или неправильные, 60—170 х 40—140 мкм, с гладкой оболочкой, содержимое с многочисленными оранжево-коричневыми жировыми включениями. Ризоиды отходят от 1—10 точек поверхности спорангия, толстые, до 16 мкм диам. в основании, сильно ветвящиеся, достигающие 500 мкм в длину. Зооспоры шаровидные, 5.2 мкм диам., с маленькой оранжево-коричневой глобулой и несколькими блестящими гранулами, выходят через выводную трубку, 50 мкм длиной и 20 мкм диам., и образуют временно неподвижное шаровидное скопление, двигаются с помощью жгутика или амебоидно.

Покоящиеся споры интеркалярные или терминальные на ризоидах, шаровидные, эллипсовидные или неправильные, с гранулярным, оранжево-коричневым содержимым.

Почвенный и пресноводный сапротроф на целлюлозных и хитиновых субстратах.

Европ. ч. (Лен.), Кавказ (Грузия), Дальн. Восток (Сахалин). — Европа, Сев.Америка, Южн.Америка, Африка.

2. **Rhizophlyctis mastigotrichis** (Nowak.) Fischer, Rabenhorst Kryptogamen-Fl., 1 : 121, 1892. — *Chytridium mastigotrichis* Nowak., 1876.

Зооспорангии шаровидные или эллипсовидные, около 40 мкм диам., с верхушкой, оттянутой в короткую или длинную трубочку с бесцветной, тонкой оболочкой, гладкой, за исключением апикального участка, где могут иметься небольшие зубчики или бородавки. Ризоиды иногда отсутствуют, часто один или два, иногда многочисленные, отходящие от нижней части спорангия, разветвленные или неразветвленные, сужающиеся к концам или наоборот расширяющиеся в месте контакта с клеткой хозяина.

Зооспоры крупные, 8 х 5 мкм, яйцевидные, с закругленным передним концом и более узким задним, с крупной жировой глобулой и латерально расположенным удлиненным блестящим включением, выходят через отверстие на конце выводной трубки, и образуют шаровидную массу, окруженную слизистым веществом. Движение зооспор медленное, прямолинейное или зигзагообразное, иногда амебоидное.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит *Mastigotrix aeruginea*, выделен из почвы на целлюлозные субстраты.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Сахалин). — Европа (Германия), Южн.Африка.

(3). **Rhizophlyctis harderi** Uebelmesser, Arch. f. Mikrobiol., 25 : 324, 1956. Табл. XXXII.

Зооспорангии шаровидные, с гладкой оболочкой, 40—60 мкм диам., ризоиды отходят от одной или нескольких точек спорангия, тонкие, разветвленные, иногда с апофизой. Зооспоры щаровидные, 4 мкм диам., со жгутиком 20 мкм длиной и маленькой, бесцветной глобулой, выходят из спорангия через широкую пору, 40 мкм диам., в виде массы, окруженной слизистым чехлом.

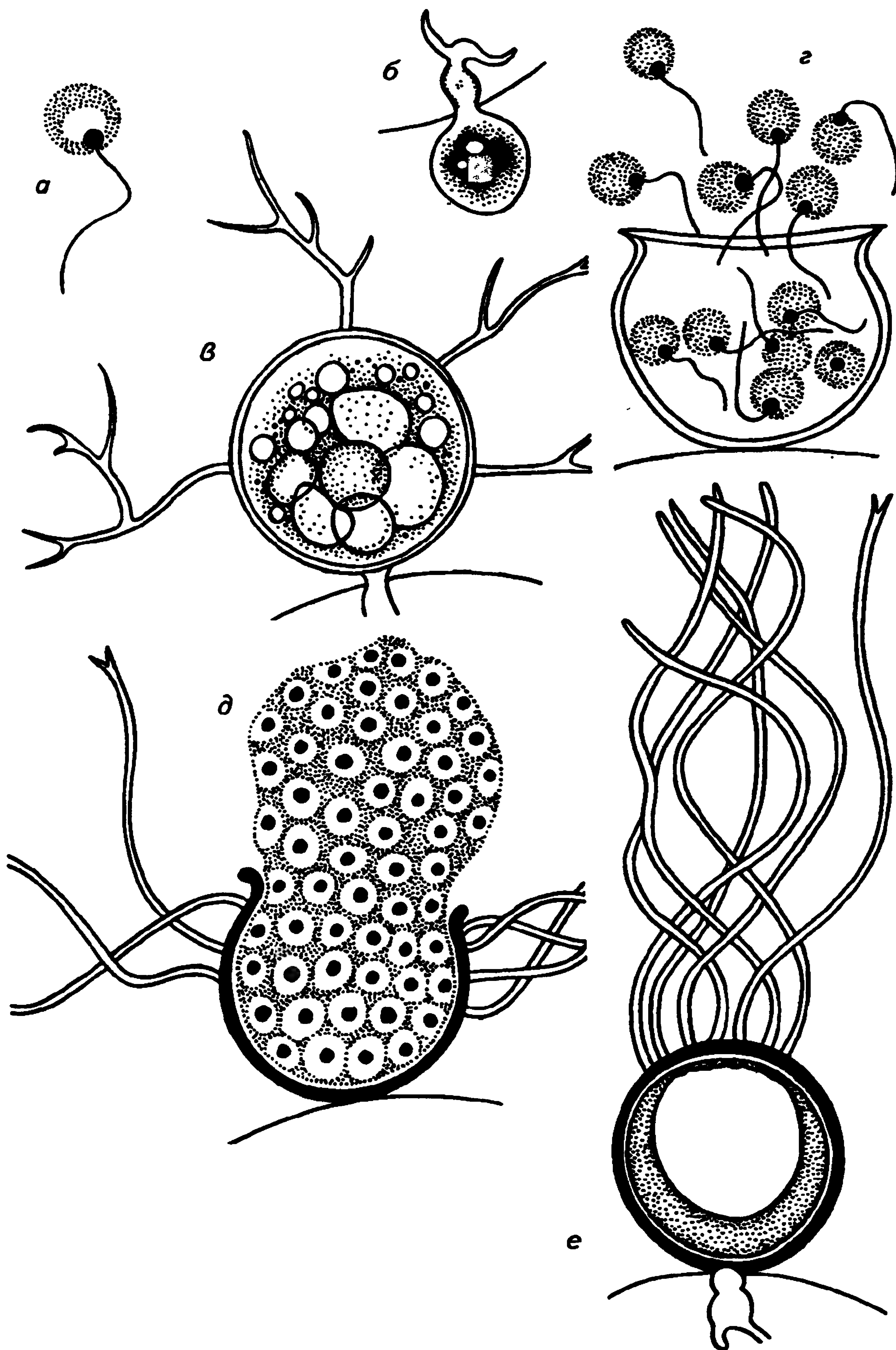



**Таблица XXXII**

*Rhizophlyctis harderi*: (по: Uebelmesser, 1956): *а* — зооспора; *б* — начальная стадия развития таллома из зооспоры; *в* — молодой зооспорангий с 5 осями ризоидов; *г* — раскрытый урновидный зооспорангий с выходящими зооспорами; *д* — зрелая покоящаяся спрора с длинными нитевидными придатками; *е* — прорастающая покоящаяся спора.

Покоящиеся споры с гладкой толстой оболочкой и крупной жировой глобулой, несут ризоиды с апофизой и пучок ризоидов на апикальной части, при прорастании образуют зооспоры, 5.5 мкм диам.

Сапротроф на пыльце сосны, в пресной и морской воде.

Европа (Италия).

## 16. Karlingia Johanson

Amer. J. Bot., 31 : 397, 1944; *Karlingiomyces* Sparrow, 1960.

Лит.: Dogma, 1974б; Голубева, 1984.

Таллом преимущественно моноцентрический, иногда полицентрический, экстраматрикальный, состоит из репродуктивного органа и ризоидов, отходящих от нескольких точек его поверхности.

Зооспорангий формируется из тела цисты зооспоры, эндо- или экзооперкулятный, шаровидный или почти шаровидный, несет от 1 до 24 выступающих папилл, заполненных слизистым, бесцветным веществом. Зооспоры с одной или несколькими небольшими глобулами, при выходе из спорангия образуют шаровидную массу и некоторое время двигаются, окруженные слизистой мембраной.

Покоящиеся споры расположены так же, как спорангии, варьируют по форме и орнаментации оболочки, развиваются в результате полового процесса — изопланогамии.

Тип рода: *K. rosea* (dBy et Wor.) Johanson, 1944.

Род включает 12 видов, которые являются почвенными сапротрофами.

В России найден 1 вид.

**Karlingia rosea** (dBy. et Wor.) Johanson, Amer. J. Bot., 31 : 397, 1944. — *Chytridium rosea* dBy. et Wor., 1865; *Rhizophlyctis rosea* Fischer, 1892. Табл. XXXIII.

Зооспорангии экстраматрикальные, шаровидные, овальные, иногда неправильные, 20—250 мкм диам, с гладкой оболочкой, вначале бесцветной, но по мере роста спорангия приобретающей розоватый, а затем оранжево-коричневый цвет. Зооспорангии могут быть частично интраматрикальные, если они развиваются на неплотном субстрате. На поверхности зооспорангия развивается несколько (от 2 до 20) папилл, 2—12 мкм высотой и 5—18 мкм ширинной. Крупные спорангии имеют тенденцию к радиальной симметрии в распределении папилл и ризоидов, маленькие спорангии чаще бывают билатерально симметричными: они развивают 2 или 4 длинных папиллы, расположенных на противоположном к месту прикрепления ризоидов конце спорангия. На определенном этапе развития спорангия апекс папиллы разрушается, образовавшаяся пора закупоривается желеобразным, прозрачным веществом, выступающим за пределы папиллы. Под пробкой внутри папиллы образуется поперечная перегородка, или эндооперкулюм. Желатиновая пробка исчезает непосредственно перед выходом зооспор. При освобождении зооспор эндооперкулюм выбрасывается наружу. Ризоиды интраматрикальные, отходят от нескольких точек поверхности спорангия, до 20 мкм ши-

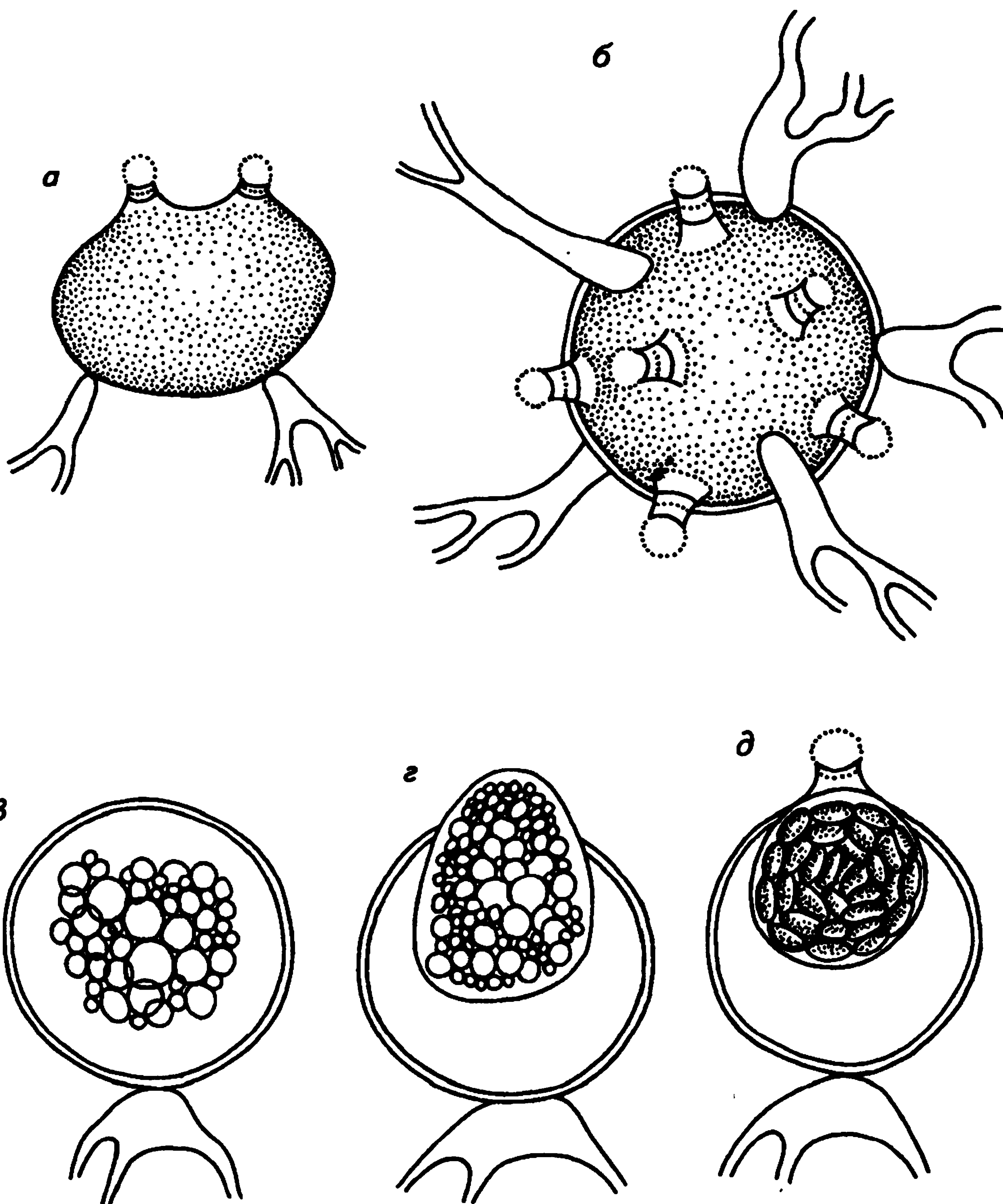



**Таблица XXXIII**

*Karlingia rosea*: *а* — зооспорангий с билатеральной симметрией; *б* — зооспорангий с радиальной симметрией; *в* — покоящийся спорангий; *г* — начальная стадия прорастания покоящегося спорангия; *д* — проросший покоящийся спорангий со зрелым вторичным спорангием.

риной в основании, разветвленные, длинные, до 600 мкм длиной, иногда развиваются экстраматрикальные ризоиды, прямые или закрученные, иногда с перетяжками.

Зооспоры многочисленные, овальные, 33—5 мкм диам., с розоватой цитоплазмой и мелкими глобулами в ней, после выхода из зооспорангия сразу уплывают, двигаются с помощью жгутика, скачкообразно или амебоидно.

Покоящиеся споры шаровидные, овальные или неправильной формы. С гладкой, утолщенной оболочкой, содержимое гранулярное, с несколькими оранжево-коричневыми глобулами, при прорастании функционируют как проспорангии.

Половой процесс вида описан Каучем (Couch, 1939). Зооспоры являются факультативными гаметами; гаметы отличаются от зооспор пониженной двигательной активностью и склонностью образовывать группы. Попарно гаметы садятся на субстрат, затем от одной из них отходит ризоид и между ними возникает канал, который расширяется и превращается в зиготу, из которой образуется покоящаяся спора.

Почвенный сапротроф. Легко выделяется из почвы на целлюлозные приманки. Распространен повсеместно, по-видимому, переносится ветром.

Европ.ч., Кавказ, Сибирь, Дальн.Восток — Европа, Америка, Африка.

## Семейство **Entophlyctaceae** Whiffen.

Farlowia, 1 : 583—B589, 1944.

Таллом, как правило, полностью эндобиотический, состоящий из генеративного органа и гаустория или ризоидов, отходящих от основания спорангия или апофизы. Циста зооспоры не участвует в онтогенезе спорангия, но сохраняется вместе с участком проростковой трубки в качестве придатка на апофизе, спорангии или покоящейся споре. Зооспорангий развивается или прямо из расширенной части проростковой трубки или эта часть трубки превращается в апофизу, из которой позднее развивается спорангий.

Покоящиеся споры эндобиотические, образуются половым или бесполым путем. Половое размножение отмечено у рода *Diplophlyctis* в виде конъюгации талломов через анастомоз ризоидов.

Тип семейства: *Entophlyctis* Fischer, 1892.

Семейство включает 6 родов, представители которых являются паразитами водорослей.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ*

1. Зооспорангии эндобиотические . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Зооспорангии эпибиотические, погруженные в слизистый чехол хозяина . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5.
2. Зооспорангии оперкулятные . . . . . . . . . 1. **Endochytrium.**

— Зооспорангии иноперкулятные . . . . . . . . . . . . . . 3.
3. Вегетативная система имеет вид широких трубчатых выростов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. Rhizosiphon.
— Вегетативная система ризоидального типа . . . . . . . . . . 4.
4. Апофиза присутствует в онтогенезе спорангия и функционирует как проспорангий . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. Diplophlyctis.
— Апофиза отсутствует, спорангий развивается из проростковой трубки . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. Entophlyctis.
5. Циста зооспоры участвует в образовании выводной трубки для зооспор . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. Dangeardia.
— Циста зооспоры не участвует в образовании выводной трубки . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 6. Scherffeliomyces.

## 1. Endochytrium Sparrow

Amer. J. Bot., 20 : 71, 1933.

Лит.: Sparrow, 1933; Karling, 1938; Dogma, 1969.

Таллом эндобиотический, состоит из спорангия и отходящих от его основания разветвленных ризоидов, циста зооспоры и проростковая трубка сохраняются в виде придатка на зооспорангии или отпадают. Зооспорангий оперкулятный, с выводной трубкой, выходящей за пределы субстрата. Зооспоры с одной глобулой, полностью формируются внутри спорангия.

Покоящиеся споры эндобиотические, толстостенные, образуются бесполым путем, при прорастании функционируют как проспорангии, дающие начало оперкулятному, эпибиотическому зооспорангию.

Тип рода: *E. ramosum* Sparrow, 1933.

Род насчитывает 7 видов, сапротрофов на растительных остатках или факультативных паразитов зеленых водорослей.

В России и сопредельных территориях найдено 2 вида.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Зооспорангии эллипсовидные с длинной (до 15 мкм) выводной трубкой, покоящиеся споры с чешуйчатой оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (1.) E. pseudodistomum.
— Зооспорангии яйцевидные или грушевидные с короткой выводной трубкой, покоящиеся споры с гладкой оболочкой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. E. ramosum.

(1.) **Endochytrium pseudodistomum** (Scherff.) Karling, Mycologia, 33 : 357, 1941. — *Entophlyctis pseudodistomum*, Scherff., 1936. Табл. XXXIV.

Зооспорангии эллипсовидные, 17.5—25.5 мкм высотой и 15—25.5 мкм диам., с гладкой, тонкой оболочкой и длинной, до 15 мкм, выводной трубкой, расположенной апикально, рядом с придатком, состоящим из цисты зооспоры и проростковой трубки. Ризоиды толстые, разветвленные, отходящие от основания спорангия, концы ризоидов иногда экстраматрикальные.

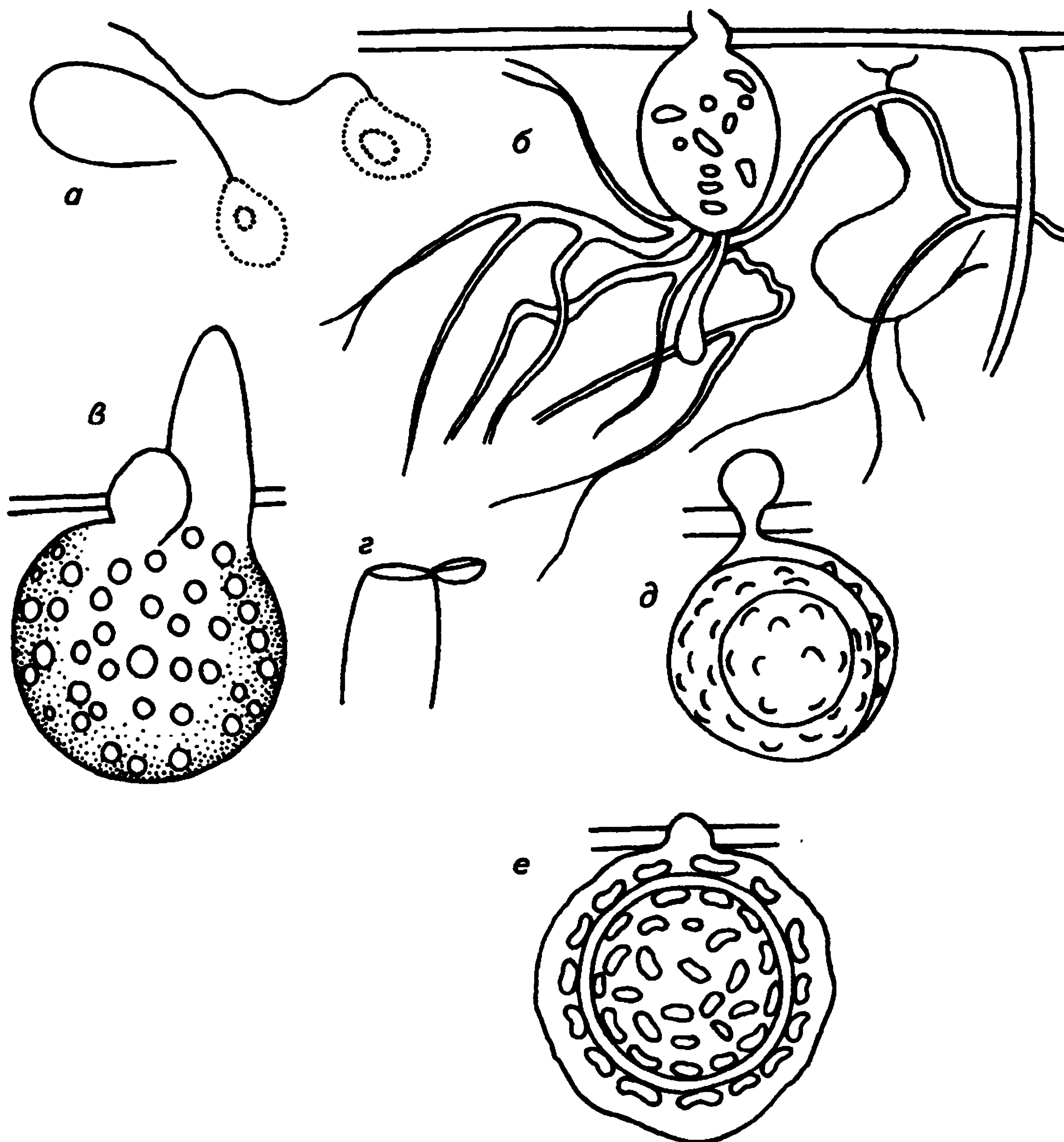



**Таблица XXXIV**

*Endochytrium pseudodistomum* (по: Domjan, 1936): *а* — зооспоры; *б* — зооспорангиальный таллом в клетке *Spirogyra*; *в* — зооспорангий с сохранившейся цистой зооспоры и выводным каналом; *г* — апикальная часть раскрытого выводного канала; *д*, *е* — стадии формирования покоящейся споры внутри эндобиотического контейнера.

Зооспоры шаровидные, 5—7.5 мкм диам., с бесцветной глобулой, 1.2—2.5 мкм диам., выходят после раскрытия круглой крышечки на конце выводной трубки и образуют временно неподвижную массу.

Покоящиеся споры эндобиотические, почти шаровидные, коричневые, покрытые нерегулярно расположенными, слегка отогнутыми чешуйками, содержимое с крупной жировой глобулой, до 11 мкм диам. Формируются бесполым путем, внутри спорангиеподобного контейнера и частично или полностью заполняют его, несут экстраматрикальный придаток, прорастание не наблюдалось.

Сапротроф на отмирающих талломах *Spirogyra* и *Zygnema*.

Европа (Венгрия).

**2. Endochytrium ramosum** Sparrow, Amer. J. Bot., 20 : 71, 1933.

Зооспорангии яйцевидные или грушевидные, до 35 мкм диам., с короткой, широкой выводной трубкой, выходящей за пределы субстрата, и тонкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды длинные, сильно ветвящиеся, проходящие через несколько клеток, толстые, до 10 мкм диам. в основании.

Зооспоры шаровидные или слегка удлиненные, 3—5 мкм диам., с бесцветной глобулой, выходят наружу после раскрытия крышечки на конце выводной трубки и образуют временно неподвижную массу.

Покоящиеся споры шаровидные, 20—35 мкм диам., с гладкой коричневой оболочкой, 2.5—3 мкм толщ., содержимое с одной крупной центральной и несколькими периферическими жировыми глобулами. Прорастание не наблюдалось.

Факультативный паразит и сапротроф на отмирающих талломах *Cladophora* sp., выделен из почвы на целлюлозные приманки.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Сахалин). — Сев. и Южн. Америка.

## 2. Rhizosiphon Scherff.

Arch. Protistenk., 54 : 189, 1926.

Лит.: Karling, 1977.

Таллом эндобиотический, состоит из спорангия и гифоподобных, изодиаметрических вегетативных структур, отходящих от основания спорангия в двух противоположных направлениях. Зооспорангий иноперкулятный, формируется как вырост проспорангия, образующегося на конце проростковой трубки.

Зооспоры с одной или несколькими глобулами, полностью формируются внутри спорангия и выходят наружу через короткую выводную трубочку.

Покоящиеся споры толстостенные, с одной или несколькими глобулами, эндобиотические, образуются половым или бесполым путем, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *R. crassum* Scherff., 1926.

Род включает 3 вида, паразитирующих на сине-зеленых водорослях.

На территории России представители рода не найдены, в качестве вероятного для обнаружения здесь приводится вид, описанный в Венгрии.

**Rhizosiphon** crassum Scherff., Arch. Protistenk., 54 : 189, 1926.

Проспорангий шаровидный, широко-веретеновидный или булавовидный, расположен апикально или интеркалярно на широких трубчатых гифах. Зооспорангий широкогрушевидный, 14—18 мкм диам., или колбовидный, 9—26 мкм высотой и 6.5—12 мкм диам., с широкой конической выводной трубкой, развивается как вырост проспорангия.

Зооспоры шаровидные, 3 мкм диам., с маленькой базальной глобулой, 1 мкм диам., выходят поодиночке, двигаясь амебоидно, через выводную трубку.

Покоящаяся спора почти шаровидная, до 15 мкм диам., веретеновидная или эллипсовидная, 10—12 x 15—25 мкм, с двухконтурной, гладкой, бесцветной оболочкой, содержимое с многочисленными глобулами, при прорастании образует узко-грушевидный, сидячий спорангий.

Паразит сине-зеленых водорослей из родов *Filarszkia*, *Anabaena*.

Европа (Венгрия).

## 3. Diplophlyctis Schroeter

Engler und Prantl. Naturlichen Pflanzenfam., 1 : 78, 1892.

Лит.: Haskins, 1950; Richards, 1951; Ookubo, 1954; Dogma, 1974в.

Таллом эндобиотический, состоит из спорангия, апофизы и разветвленных ризоидов. Зооспорангий иноперкулятный, с выводной трубкой. При развитии таллома из проростковой трубки вначале образуется апофиза, от которой затем отпочковывается зооспорангий, то есть апофиза в онтогенезе функционирует как проспорангий. Циста зооспоры обычно недолговечна.

Зооспоры с одной глобулой, полностью формируются внутри спорангия, выходят через пору на конце выводной трубки.

Покоящаяся спора толстостенная, расположена на талломе так же, как спорангий, образуется половым или бесполым путем, при прорастании функционирует как спорангий или как проспорангий.

Тип рода: *D. intestina* (Schenk) Schroet., 1892.

Род включает 5 видов, обитающих как сапротрофы или факультативные паразиты на отмирающих и мертвых талломах водорослей из семейств *Characeae* и *Chlorophyceae*.

В России и сопредельных территориях найдено 2 вида.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Покоящиеся споры с шиповатой оболочкой . . . . 1. **D. intestina**.
— Покоящиеся споры с гладкой оболочкой . . . . . . 2. **D. laevis**.

1. **Diplophlyctis intestina** (Schenk) Schroet., Engler und Prantl, Naturlichen Pflanzenfam., 1 : 78, 1892. — *Rhizidium intestinum* Schenk pro parte, 1858; *Entophlyctis intestina* (Schenk) Fischer, 1892. Табл. XXXV.

Зооспорангии шаровидные, грушевидные, эллипсовидные, цилиндрические или неправильной формы, варьируют в размерах, достигают 80 мкм диам., оболочка тонкая, гладкая, бесцветная, выводная трубка

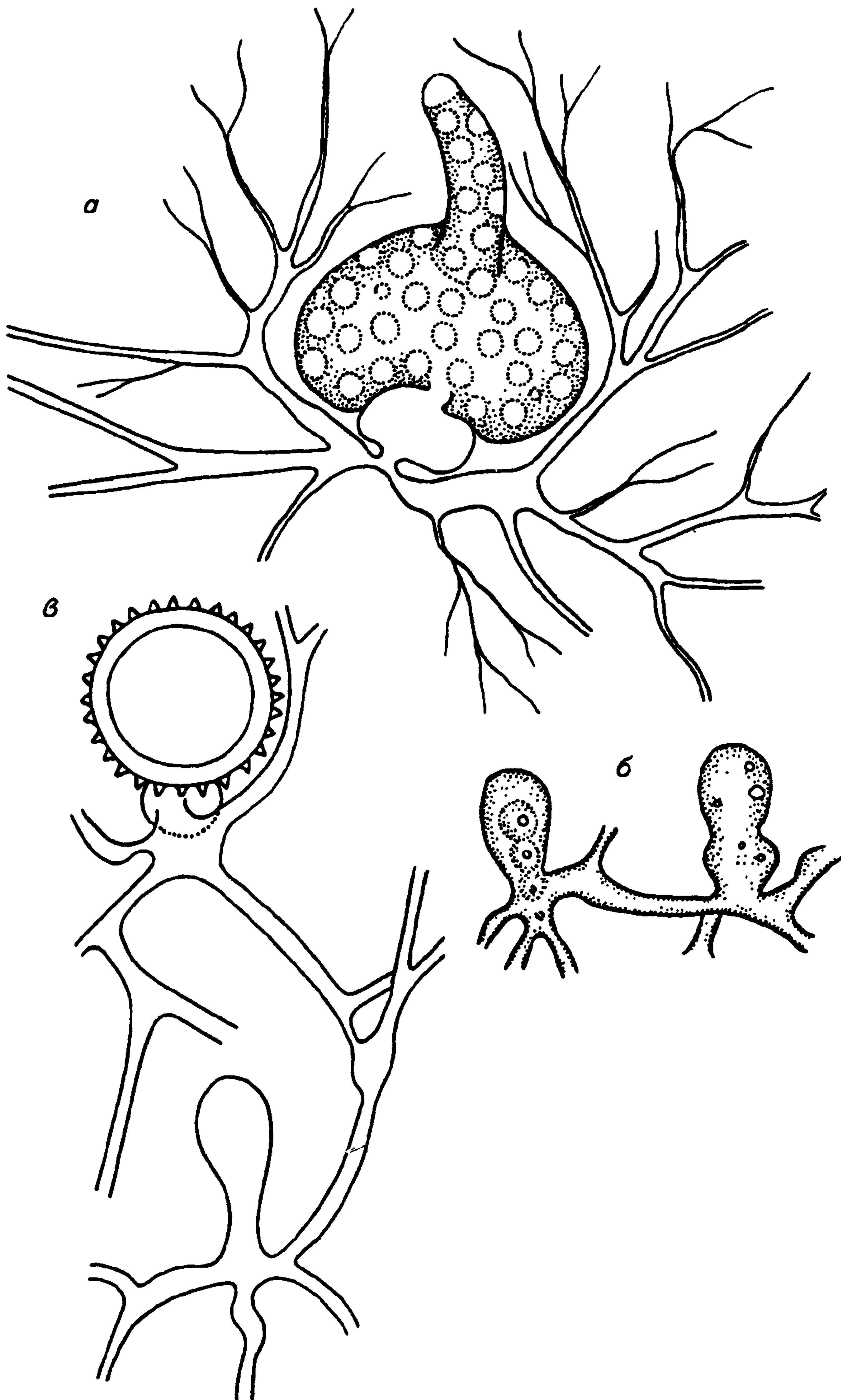



**Таблица XXXV**

*Diplophlyctis intestina* (по: Sparrow, 1936): *а* — зооспорангиальный таллом; *б* — коньюгация двух карликовых талломов; *в* — покоящаяся спора и карликовый мужской таллом.

одна, цилиндрическая, суженная дистально, различной длины. Апофиза шаровидная или грушевидная, 3—6 мкм диам., ризоиды сильно ветвящиеся, достигающие 400 мкм в длину, обычно отходящие от одной короткой оси, с основании утолщенные.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, 4—6 мкм диам., с крупной, бесцветной, боковой глобулой, выходят по одиночке через пору на конце выводной трубки и сразу уплывают или образуют временно неподвижную массу, двигаются амебоидно или с помощью жгутика.

Покоящиеся споры шаровидные или широко-эллипсовидные, 22—28 мкм диам., с толстой, желтоватой или коричневой оболочкой, покрытой короткими, острыми шипами, апофиза и ризоиды как у зооспорангиев, при прорастании функционируют как спорангии или как проспорангии.

Сапротроф или факультативный паразит наа отмирающих талломах водорослей из родов *Nitella*, *Chara*, *Lamprothamnus*, *Lychnothamnus*.

Дальний Восток (Курильские о-ва). — Европа, Азия (Китай), Сев. Америка (США, Куба).

2. **Diplophlyctis laevis** Sparrow, Occ. Papers Boston Soc. Nat. Hist., 8 : 296, 1937.

Зооспорангии широко- или неправильно-грушевидные, 20—35 x 13—35 мкм, с почти шаровидной базальной или латеральной апофизой, 4—5 мкм диам., от которой отходят толстые, разветвленные ризоиды. Выводная трубка широкая в основании и суженная к концу, до 50 мкм длиной, пронизывает оболочку хозяина и слегка выступает за ее пределы.

Зооспоры шаровидные, 7 мкм диам., с одной бесцветной глобулой и длинным (до 30 мкм) жгутиком.

Покоящиеся споры шаровидные или эллипсовидные, 11—18 x 12—18 мкм, с гладкой оболочкой, 2 мкм толщ., содержимое с многочисленными глобулами, апофиза и ризоиды как у зооспорангия, при прорастании функционирует как проспорангий.

Сапротроф в отмирающих талломах водорослей *Cladophora* sp., *Nitella* sp., *Chara* sp., и на различных растительных остатках в воде.

Европ. ч. (Моск.). — Европа (Великобритания), Азия (Япония), Сев. Америка (США).

## 4. **Entophlyctis** Fischer

Rabenhorst. Kryptogamen-Fl., 1 : 114, 1892.

**Лит.:** Barr, 1971, Willoughby, 1961.

Таллом состоит из эндобиотического спорангия, эпибиотического придатка (цисты зооспоры) и эндобиотических ризоидов, имеющих одну или несколько осей развития. Зооспорангий иноперкулятный с одной или несколькими выводными трубками или папиллой, выходящими за пределы субстрата. При развитии таллома проростковая трубка планоспоры проникает через оболочку хозяина, разветвляется, затем из ответвления или между ветвями образуется расширение — будущий спорангий, при этом циста зооспоры остается в виде придатка, который может

функционировать как выводной канал для зооспор, папилла или выводная трубка образуется независимо рядом с ним.

Зооспоры обычно с одной глобулой, выходят наружу после растворения вершины выводной трубки или папиллы.

Покоящиеся споры эндобиотические, формируются бесполым путем, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *E. apiculata* (Braun) Fischer, 1892.

Род включает 23 вида, являющихся паразитами пресноводных водорослей и сапротрофами на различных органических субстратах в воде.

2 вида описаны как паразиты на корнях растений (Nemec, 1912).

В России найдено 5 видов.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Эпибиотическая циста зооспоры функционирует как выводной канал для зооспор . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Циста зооспоры недолговечна, выводной канал образуется независимо . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
2. Ризоиды тонкие, короткие, на *Chlamidomonas* и *Gloeocystis* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. **E. apiculata.**
— Ризоиды толстые, разветвленные, длинные, на *Spirogyra* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. **E. bulligera.**
3. Зооспоры с оранжевой глобулой . . . . . . . . . 3. **E. rhizina.**
— Зооспоры с бесцветной глобулой . . . . . . . . . . . . . . 4.
4. Зооспорангий шаровидный или цилиндрический, ризоиды отходят от двух латеральных осей . . . . . . . . . . . 4. **E. pygmaea.**
— Зооспорангий шаровидный или грушевидный, ризоиды отходят от одной базальной оси . . . . . . . . 5. **E. confervae-glomeratae.**

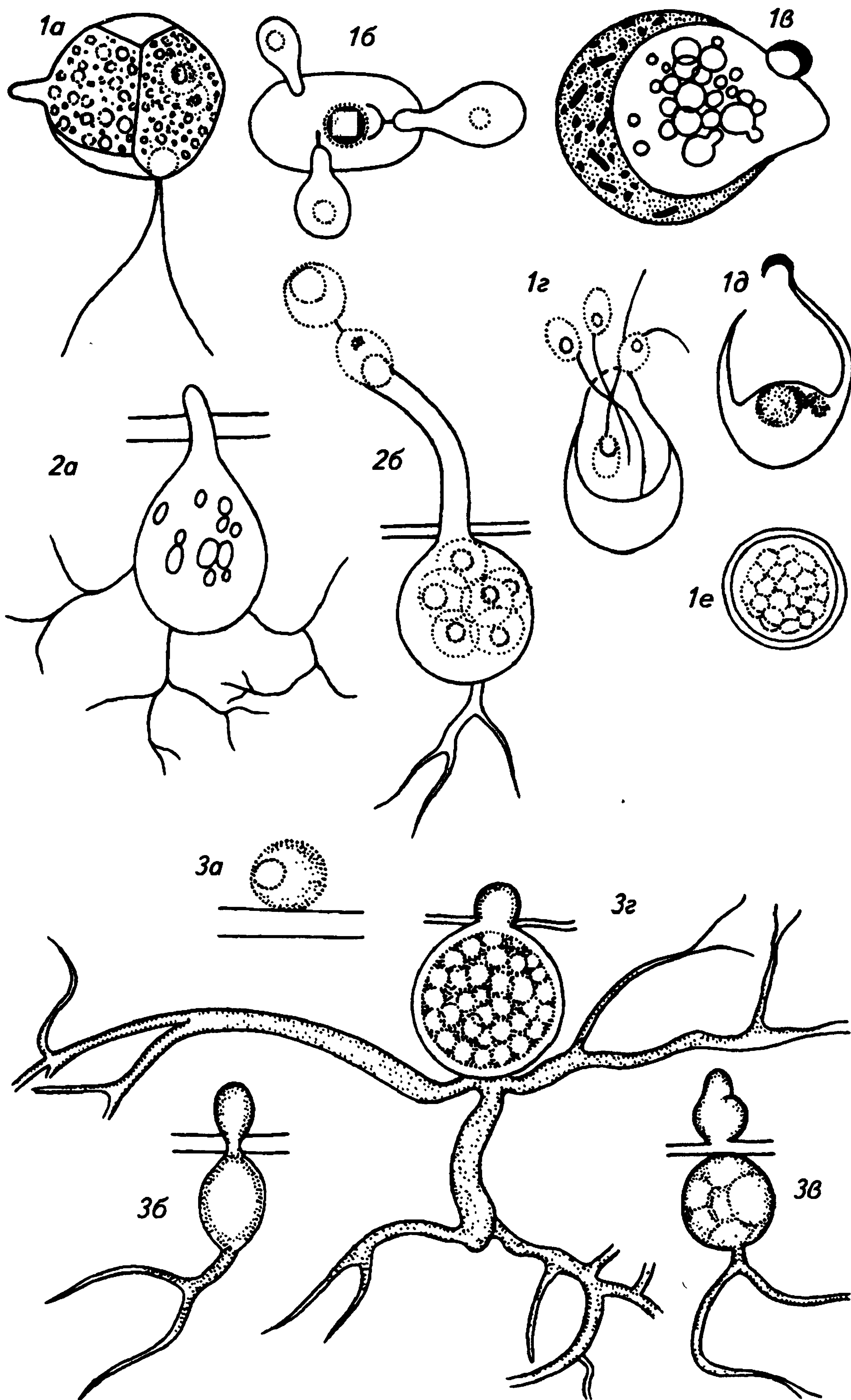
1. **Entophlyctis apiculata** (Braun) Fischer, Rabenhorst's Kryptogamenfl., 1 : 117, 1892. — *Chytridium apiculatum* Braun, 1856; *Olpidium apiculatum* (Braun) Rab., 1868; *Dangeardiana apiculata* (Braun) Batko, 1970. Табл. XXXVI, 1.

Зооспорангий широкогрушевидный или почти шаровидный, 11—13 мкм диам., с сосочковидным придатком, 3 мкм длиной, проникающем через оболочку хозяина. Зооспорангий расположен между протопластом клетки хозяина и его оболочкой. Ризоиды тонкие, короткие, отходящие от одной общей оси, погружены в цитоплазму хозяина.

---

**Таблица XXXVI**

*1 — Entophlyctis apiculata* (по: Gietler, 1962): *а* — зооспорангий в подвижной клетке *Gleococcus*; *б* — молодые таллломы, инфицирующие *Hypnomonas lobata*; *в* — зооспорангий с сохранившейся цистой зооспоры в клетке *H. lobata*; *г* — выход зооспор; *д* — пустой зооспорангий с апикальным придатком; *е* — покоящаяся спора; *2 — E. rhizina* (по: Schenk, 1858): *а* — зооспорангий с тремя осями ризоидов в клетке *Spirogyra* sp.; *б* — раскрытый зооспорангий с длинной выводной трубкой и выходящими зооспорами; *3 — E. bulligers* (по: Zopf, 1884): *а* — зооспора, инцистирующаяся на поверхности хозяина; *б, в* — молодые таллломы, развивающиеся из эпибиотических цист; *г* — зрелый зооспорангиальный таллом.


1а
1б
1в
1г
1д
1е
2а
2б
3а
3г
3б
3в

Зооспоры от 3 до 20 в одном спорангии, маленькие, шаровидные или эллипсовидные, с боковой бесцветной глобулой, выходят наружу после растворения вершины придатка.

Покоящиеся споры шаровидные или эллипсовидные, с толстой, бесцветной, гладкой оболочкой и гранулярным содержимым, ризоиды такие же, как у спорангия.

Паразит *Gleococcus mucosus*, *Chlamidomonas pulvisculus*, *Euglena* sp.

Европ. ч. (Лен.) — Европа (Германия, Бельгия, Румыния, Венгрия).

2. Entophlyctis *bulligera* (Zopf) Fischer, Rabenhorst. Kryptogamen-Fl., 1 : 116, 1892. — *Rhizidium bulligerum* Zopf, 1884. Табл. XXXVI, 3.

Зооспорангии шаровидные, варьируют в размерах, с эпибиотическим полушаровидным придатком (бывшая циста зооспоры), который функционирует как выводной канал для зооспор, со слегка утолщенной, гладкой, бесцветной оболочкой. Ризоиды хорошо развитые, ветвистые, часто проходящие через несколько клеток водоросли, отходящие от одной или нескольких расширенных осей в основании спорангия.

Зооспоры шаровидные, с одной глобулой, 3—4 мкм диам., от 30 до 40 в одном спорангии, выходят через пору в эпибиотическом придатке спорангия.

Покоящиеся споры не наблюдались.

В отмирающих вегетативных клетках и гаметангиях видов *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Zygnema*, *Mougeotia*.

Европ. ч. (Лен.). — Латвия. — Европа (Болгария, Венгрия, Польша, Бельгия, Великобритания), Сев. Америка (США).

3. Entophlyctis rhizina (Schenk) Minden, Kryptogamen-Fl. Mark Brandenburg, 5 : 354, 1911. — *Chytridium rhizinum* Schenk, 1858. Табл. XXXVI, 2.

Зооспорангии шаровидные или яйцевидные, 8—27 мкм диам., с гладкой, двухконтурной оболочкой и одной (реже двумя) выводной трубкой, 4—14 мкм длиной и 1 мкм диам. Ризоиды отходят от одной или нескольких утолщенных осей в основании спорангия.

Зооспоры шаровидные, 2 мкм диам., с одной красновато-желтой глобулой.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Паразит водорослей *Vaucheria germinata*, *V.sessilis*, *Spirogyra maxima*.

Латвия, Грузия — Европа (Германия).

4. Entophlyctis pygmaea (Serb.) Sparrow, Aquatic Phycomycetes : 256, 1943. — *Catenaria pigmaea* Serb., 1907.

Зооспорангии шаровидные или цилиндрические с закругленными концами, 6—12 мкм диам., 17—26 мкм длиной, с одной маленькой полукруглой папиллой, образованной из цисты зооспоры, выступающей за пределы клетки хозяина. Ризоиды отходят от одной или двух точек поверхности спорангия и распространяются на большое расстояние, проходящие через несколько клеток водоросли достигают 3 мкм в диам.

Зооспоры шаровидные, 1.5 мкм диам., с одной маленькой глобулой, выходят после растворения папиллы и образуют временно неподвижную массу у выхода из спорангия, затем постепенно приобретают подвижность.

Покоящиеся споры расположены так же, как спорангии, шаровидные, с утолщенной оболочкой, одной жировой глобулой и маленькой папиллой.

Факультативный паразит и сапротроф на живых и мертвых талломах *Mesocarpus* sp., *Mougeotia* sp.

Европ. ч. (Лен.). — Латвия. — Сев. Америка (США).

5. **Entophlyctis confervae-glomeratae** (Cienkowski) Sparrow, Aquatic Phycomycetes : 258, 1943. — *Rhizidium confervae-glomeratae* Ciencowski, 1857; *R. cienkowskianum* Zopf, 1884; *Entophlyctis cienkowskiana* (Zopf) Fischer, 1892.

Зооспорангии шаровидные, широко-эллипсовидные или грушевидные, 5—25 мкм диам., с тонкой, гладкой, бесцветной оболочкой и одной (реже двумя) выводной трубкой, прямой или изогнутой, различной длины. Ризоиды разветвленные, отходящие от одной или нескольких базальных осей.

Зооспоры шаровидные, 2.5—5 мкм диам., с блестящей, бесцветной глобулой, выходят по одной через выводную трубку и некоторое время остаются неподвижными, и затем уплывают.

Покоящиеся споры шаровидные, с толстой, золотисто-коричневой оболочкой и крупной жировой глобулой, прорастание не наблюдалось.

Паразит и сапротроф в живых и мертвых клетках водорослей *Cladophora glomerata*, *Cladophora* sp., *Spirogyra crassa*, *Spirogyra* sp., *Oedogonium* sp.

Европ. ч. — Европа, Сев. Америка (США).

## 5. Dangeardia B. Schroeder

Berichte Deutsch. Bot. Gesell., 16 : 321, 1898.

Лит.: Batko, 1970.

Таллом интраматрикальный, состоящий из репродуктивного органа и пучка коротких, тонких ризоидов, отходящих от его основания. Зооспорангий иноперкулятный, сидящий на протопласте хозяина и погруженный в слизистый матрикс, окружающий клетку водоросли. Развитие таллома происходит следующим образом: зооспора инцистируется на поверхности слизистого чехла хозяина и развивает проростковую трубку, простую или разветвленную, достигающую поверхности клетки хозяина. Трубка расширяется, и ее дистальная часть становится основанием колбовидного зооспорангия, а проксимальная часть и циста зооспоры образуют его шейку, слегка выступающую за пределы слизистого чехла.

Зооспоры с одной глобулой и палочковидной, блестящей гранулой в передней части, формируются внутри спорангия и освобождаются через апикальную пору.

Покоящиеся споры с толстой, гладкой, шиповатой или бородавчатой оболочкой, образуются в результате полового процесса после конъюгации двух талломов или бесполым путем, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *D. mammilata* B. Schroeder, 1898.

Род включает 4 вида, паразитирующих на пресноводных водорослях.

В России виды рода не найдены, вероятно нахождение 2 видов, приведенных ниже.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ.*

1. Паразит колониальных *Volvocales* (*Pandorina*, *Eudorina*), покоящиеся споры шаровидные или овальные с длинным придатком, образуются половым путем . . . . . . . . . . (1). **D. mammilata.**

— Паразит одноклеточных водорослей *Chlamidomonadaceae* (*Vitreochlamys*), покоящиеся споры эллипсовидные, с коротким придатком, образуются бесполым путем . . . (2). **D. echinulata.**

(1). **Dangeardia mammilata** B. Schroeder, Berichte Deutsch. Gesell., 16 : 321, 1898.

Зооспорангии колбовидные или грушевидные, с оттянутой вершиной, 10—30 мкм высотой и 7—20 мкм диам., с гладкой, бесцветной, слегка утолщенной оболочкой. Ризоиды короткие, неразветвленные.

Зооспоры двух типов, шаровидные, 2.5 мкм диам., с одной бесцветной глобулой и жгутиком 15 мкм длиной, или овальные, 3.5 x 1.8 мкм, с жировой глобулой и палочковидным, блестящим включением в переднем конце, уплывают сразу же после освобождения из спорангия или остаются некоторое время неподвижными, двигаются скачкообразно.

Покоящиеся споры шаровидные или овальные, 7.5—13 мкм диам., с толстой, гладкой, шиповатой или бородавчатой оболочкой и булавовидным, толстостенным придатком, расположенным на поверхности клеточной оболочки хозяина, содержимое с одной крупной глобулой и многочисленными мелкими. При прорастании функционируют как проспорангии. Образуются половым путем, при конъюгации булавовидный мужской таллом соединяется трубкой с женским талломом, из которого образуется покоящаяся спора.

Паразит колониальных водорослей *Pandorina morum* и *Eudorina elegans*.

Европа (Германия, Великобритания), Сев. Америка (США).

(2). **Dangeardia echinulata** Batko, Acta Mycol., 6 : 425, 1970.

Зооспорангии грушевидные, 19.5—27 x 18—22 мкм, сидящие на протопласте водоросли и погруженные в слизистый матрикс, покрытый наружной, целлюлозно-пектиновой оболочкой хозяина, оболочка спорангия гладкая, бесцветная, твердая, сохраняющая форму после выхода зооспор, придаток маленький, 2.6 мкм высотой, может быть простым или сложным, то есть иметь ножку (остаток проростковой трубки). Ризоиды многочисленные, тонкие.

Зооспоры шаровидные, 2.5 мкм диам., или яйцевидные, иногда с небольшой перетяжкой посередине, с одной бесцветной глобулой и жгутиком, 10—12 мкм длиной, созреваают в спорангии в количестве более 100, перед выходом из спорангия вращаются вокруг его короткой оси, выходят по одной через маленькое отверстие, возникающее при растворении верхушки спорангия.

Покоящиеся споры образуются бесполым путем, расположены так же, как спорангии, эллипсовидные, 12 мкм в наибольшем диам., с простым или сложным придатком и толстой, бесцветной оболочкой, покрытой многочисленными, короткими, коническими шипами, 1.6 мкм длиной. Прорастание не наблюдалось.

Паразит подвижных монад и зооспорангиев *Vitreochlamis aulata.*

Европа (Польша).

## 6. Scherffeliomyces Sparrow

Mycologya, 26 : 377, 1934; J. Linn. Soc. London (Bot.), 50 : 446, 1936.— *Scherffelia* Sparrow, 1933; *Dangeardiana Valkanov*, 1964.

Лит.: Domjan, 1936; Johns, 1956.

Таллом состоит из эпибиотического репродуктивного органа и эндобиотических ризоидов. Зооспорангий иноперкулятный с придатком, состоящим из цисты зооспоры и проксимальной части проростковой трубки.

Зооспоры с одной глобулой, выходят через апикальную пору, при этом придаток зооспорангия не участвует в образовании канала для выхода зооспор.

Покоящиеся споры эпибиотические, толстостенные.

Тип рода: *S. parasitans* Sparrow, 1933.

Род включает 6 видов, паразитирующих на видах *Euglena* и *Chlamidomonas.*

В России виды рода не найдены, вероятно нахождение 2 видов.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Зооспорангии грушевидные с заостренной вершиной, зооспоры с бесцветной глобулой . . . . . . . . . . (1). **S. appendiculatus**
— Зооспорангии шаровидные, зооспоры с оранжевой глобулой . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . (2). **S. parasitans.**

(1). **Scherffeliomyces appendiculatus** (Zopf) Sparrow, J. Linn. Soc. London (Bot.), 50 : 449, 1936. — *Rhizidium appendiculatum* Zopf, 1884; *Rhizophydium appendiculatum* (Zopf) Fischer, 1892; *Dangeardia appendiculata* (Zopf) Batko, 1970.

Зооспорангии, сидящие на поверхности клетки хозяина внутри слизистого чехла, окружающего ее, грушевидные, до 14 мкм высотой и 11 мкм диам., с заостренной, оттянутой вершиной, циста зооспоры прикреплена латерально с помощью короткой трубочки к вершине споран-

гия, содержимое бесцветное. Ризоиды слабо ветвящиеся, отходящие от конца короткой оси.

Зооспоры шаровидные, с базальной, бесцветной глобулой, по 20—30 в одном спорангии, выходят через апикальную пору.

Покоящиеся споры расположены так же, как спорангии и сходны с ними по форме, с толстой, гладкой, бесцветной оболочкой, содержимое с одной или несколькими глобулами.

Паразит на палмеллоидной стадии *Chlamidomonas* sp. и на незрелых зооспорах внутри материнской клетки, на подвижных клетках не встречается.

Европа (Венгрия).

(2). **Scherffeliomyces parasitans** Sparrow, Mycologia, 26 : 371, 1934. — *Scherffelia parasitans* Sparrow, 1933.

Зооспорангии вначале каплевидные, в зрелости шаровидные или почти шаровидные, располагаются в полости коллапсировавшей клетки хозяина, 17—22 мкм диам., с придатком, состоящим из узкой трубки, соединенной с цистой зооспоры, шаровидной, 2.5—3 мкм диам., содержимое в начале бесцветное, затем заполняется оранжевыми каплями жира. Вегетативная часть таллома имеет вид маленького эндобиотического гаустория.

Зооспоры мелкие, многочисленные, шаровидные или яйцевидные, с одной оранжевой глобулой, выходят компактной массой через широкую пору на вершине спорангия и некоторое время остаются неподвижными, затем начинают двигаться с помощью жгутика или амебоидно.

Покоящиеся споры шаровидные или яйцевидные, 8—10 x 10—14 мкм, толстостенные, коричневатые, с таким же придатком, как у спорангия, прорастание не наблюдалось.

Паразит на покоящейся стадии *Euglena* sp.

Европа (Венгрия, Великобритания).

## Семейство CLADOCHYTRIACEAE Schroet.

Nat. Pflanzenfam., 1 (1) : 80, 1892.

Таллом полицентрический, интра- или экстраматрикальный, вегетативная система в виде ризомицелия, состоящего из сети разветвленных ризоидов, септированных или несептированных, часто с многочисленными вздутиями, так называемыми веретеновидными органами, которые могут развиваться в зооспорангии или покоящиеся споры. Зооспорангии оперкулятные или иноперкулятные, расположены на ризомицелии терминально или интеркалярно.

Покоящиеся споры толстостенные, обычно развиваются бесполым путем, терминальные или интеркалярные, при прорастании функционируют как проспорангии или как спорангии.

Тип семейства: *Cladochytrium* Nowak. pro parte, 1876.

Семейство включает 8 родов, представители которых паразитируют на водорослях и яйцах беспозвоночных или являются сапротрофами на различных органических субстратах в воде.

В России найдены представители 4 родов.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ*

1. Вегетативная система ризоидального типа . . . . . . . . . 2.
— Вегетативная система представлена трубчатыми септированными гифами с многочисленными вздутиями . . . . . 1. **Coenomyces.**
2. Ризоиды несептированные, септы отделяют только репродуктивные органы . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3.
— Ризоиды септированные на всем протяжении . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. **Septochytrium.**
3. Зооспорангии экстра- или интраматрикальные, оперкулятные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. **Nowakowskiella.**
— Зооспорангии преимущественно интраматрикальные, иноперкулятные . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. **Cladochytrium.**

## 1. Coenomyces Deckenbach

Бот. зап. импер. университета С.-Петербург, 19 : 115, 1902—1903; Flora, 92 : 265, 1903.

Лит.: Karling, 1977.

Таллом эпи- и эндобиотический, состоящий из тонких, разветвленных, септированных гиф, несущих неправильной формы интеркалярные вздутия. Зооспорангии иноперкулятные, развиваются на концах ответвлений гиф, экстраматрикальные или эпибиотические на оболочке клетки хозяина.

Зооспоры с одним задним жгутиком, выходят полностью сформированными через одну (реже несколько) выводную трубку.

Покоящиеся споры не наблюдались.

Род монотипный.

Тип рода: *C. consuens* Deckenbach, 1903.

Паразит сине-зеленых водорослей.

1. **Coenomyces consuens** Deckenbach, Бот. зап. импер. университета, С.-Петербург, 19 : 115, 1902-1903; Flora, 92 : 115, 1903.

Мицелий экстраматрикальный и интраматрикальный, разделенный септами на длинные сегменты, и несущий многочисленные, неправильной формы вздутия, интраматрикальная часть менее ветвистая с вздутыми апрессориями. Зооспорангии грушевидные, яйцевидные, 15—22 х 21—25 мкм, с цилиндрической волнистой одной (реже двумя) выводной трубкой, 120—125 мкм длиной и 6 мкм диам., на конце 2 мкм диам., оболочка тонкая или слегка утолщенная. По мере созревания содержимое спорангиев приобретает золотисто-оранжевый цвет.

Зооспоры эллипсовидные или грушевидные, 1.5 мкм диам., с золотисто-желтым содержимым.

Покоящиеся споры не известны.

В слизистом чехле и между клеток *Calothrix* sp., в морской и пресной воде.

Европ. ч. (Черное море). — Европа (Дания), Сев. Америка (США).

## 2. Septochytrium Berdan

Amer. J. Bot., 26 : 461, 1939.

Лит.: Голубева, 1982, Karling, 1951.

Зооспорангии оперкулятные, различной формы, терминальные или интеркалярные, с одной или несколькими выводными трубками различной длины или папиллами. Ризомицелий интраматрикальный, преимущественно полицентрический, состоящий из удлиненных септированных филаментов с интеркалярными вздутиями и тонких разветвленных ризоидов.

Зооспоры с одним задним жгутиком, выходят из спорангия в виде шаровидной массы и остаются некоторое время неподвижными, двигаются стремительно, прямолинейно.

Покоящиеся споры терминальные или интеркалярные, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *S. variabile* Berdan, 1939.

Род включает 4 вида, являющихся сапротрофами на различных органических субстратах в почве и в воде.

В России найден 1 вид.

**Septochytrium variabile** Berdan, Amer. J. Bot., 26 : 461, 1933.

Зооспорангии шаровидные, яйцевидные, широкогрушевидные или булавовидные, 4—150 мкм (чаще всего 45—60 мкм) диам., с невысокой, широкой папиллой или выводной трубочкой, в зрелости спорангии отделены от ризомицелия настоящими септами, оболочка спорангия в начале однородная, в зрелости — слоистая, крышечка круглая или слегка овальная, до 16 мкм диам. Ризомицелий толстый, разветвленный, с перетяжками, септами и трабекулами, отходящий от нескольких точек поверхности спорангия, 4—10 мкм диам. в основании, интеркалярные вздутия часто превращаются в зооспорангии или покоящиеся споры, иногда функционируют как центры развития ризоидов, могут так же разделяться на две клетки, одна из которых превращается в зооспорангий или покоящуюся спору, а другая — в апофизу.

Зооспоры бесцветные, шаровидные или овальные, 4—6 мкм диам., с одной глобулой, 0.7—3 мкм диам., жгутик — 30—45 мкм длиной.

Покоящиеся споры светло- или темно-желтые, шаровидные, 4—60 мкм диам, яйцевидные или шаровидные, с толстой, гладкой, слоистой оболочкой, обычно с одной крупной жировой глобулой и многочисленными более мелкими. При прорастании функционируют непосредственно как спорангии, или спорангий образуется на конце проростковой трубки.

Сапротроф на растительных остатках.

Европ. ч. (Лен.). — Сев. Америка (США, Куба).

### 3. Nowakowskiella Schroet.

Engler u. Prantl. Naturlich. Pflanzenfam., 1 : 82, 1892. — *Cladochytrium* Nowak., pro parte, 1876.

Лит.: Batko et Hassan, 1982; Johnson, 1977.

Таллом полицентрический, интра- или экстраматрикальный, состоит из разветвленной сети ризоидов с многочисленными септированными, веретеновидными органами и многочисленными спорангиями или покоящимися спорами. Зооспорангии оперкулятные, обычно с апофизой, интра- или экстраматрикальные, пролиферирующие.

Зооспоры с одной глобулой, выходят через пору или выводную трубку, проходят период роения перед началом свободного движения.

Покоящиеся споры толстостенные, расположены так же, как спорангии, образуются бесполым путем.

Тип рода: *N. elegans* (Nowak.) Schroet., 1892.

Род включает 12 видов сапротрофов на различных растительных субстратах в воде.

В России и сопредельных странах найдено 5 видов.

*ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Зооспоры менее 10 мкм диам. . . . . . . . . . . . . . . . 2.
— Зооспоры более 10 мкм диам. . . . . . . . . . 1. **N. macrospora.**
2. Глобула зооспоры бесцветная . . . . . . . . . . . . . . . 3.
— Глобула зооспоры окрашена в лимонно-желтый цвет . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2. **N. methistemichroma.**
3. Покоящаяся спора расположена в одноклеточном контейнере . . 4.
— Покоящаяся спора занимает одну клетку двух- или многоклеточного контейнера . . . . . . . . . . . . 3. **N. hemisphaerospora.**
4. Вздутия на ризоидах несептированные, покоящиеся споры гладкие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 4. **N. elegans.**
— Вздутия на ризоидах септированные, иногда образуют псевдопаренхиму, покоящиеся споры гладкие или бородавчатые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5. **N. ramosa.**

1. **Nowakowskiella macrospora** Karling, Amer. J. Bot., 32 : 29, 1945. Табл. XXXVII.

Зооспорангии оперкулятные, терминальные или интеркалярные, бесцветные, гладкие, шаровидные, овальные, грушевидные, 8—30 x 18—55 мкм, или удлиненные, 10—20 x 30—60 мкм, обычно с апофизой, овальной или шаровидной, 8—20 мкм диам., часто с удлиненной шейкой, 5—8 x 20—60 мкм, крышечка обычно слегка вогнутая, часто остроконечная, шляпковидная, 5—8 мкм диам. Ризомицелий обильно ветвящийся, довольно толстый, 2—6 мкм диам., веретеновидные органы несептированные, овальные, удлиненные или неправильные.

Зооспоры шаровидные, 10—12 мкм диам., с крупной, 3—5 мкм диам., глобулой и многочисленными мелкими гранулами в заднем конце, и жгутиком, 38—42 мкм длиной.

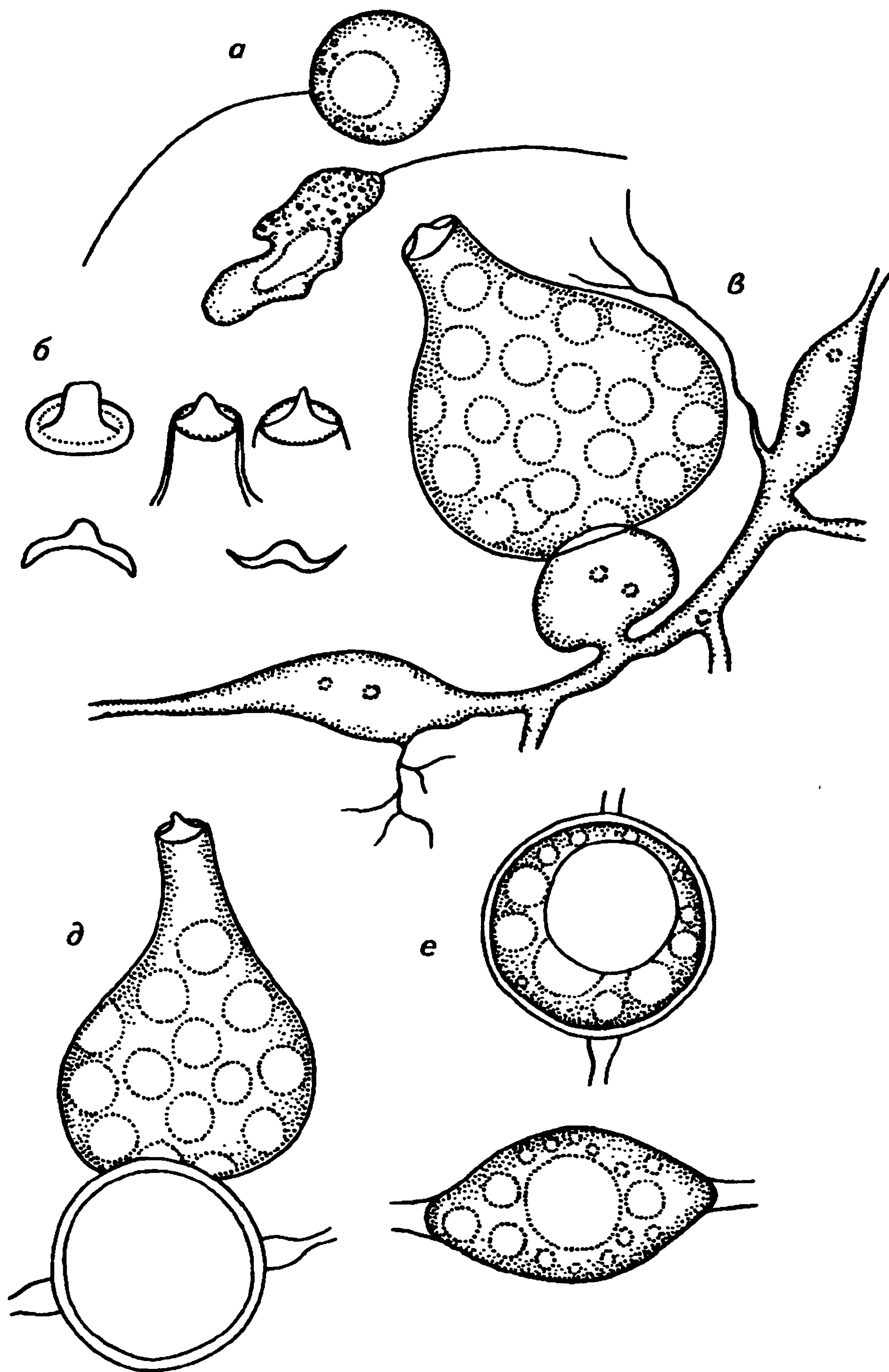



**Таблица XXXVII**

*Nowakowskiella macrospora* (по: Karling, 1945б): *а* — шаровидная и амебоидная зооспоры; *б* — различия в форме крышечки; *в* — фрагмент таллома с зооспорангием, анофизой и ризомицелием; *г* — покоящиеся споры; *д* — проросшая покоящаяся спора с эндобиотическим спорангием.

Покоящиеся споры шаровидные, 12—22 мкм диам., овальные, 15—18 x 20—25 мкм, с крупной, блестящей глобулой, окруженной несколькими более мелкими, оболочка гладкая, 1.5 мкм толщ., желтовато-коричневая, при прорастании функционируют как проспорангии.

Сапротроф на растительных остатках в воде, выделен на целлюлозные приманки из воды и почвы.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Германия), Азия (Китай), Америка (США, Бразилия).

2. **Nowakowskiella methistemichroma** Batko et Hassan, Sydowia, 35 : 27, 1982.

Зооспорангии многочисленные, различные по форме и размерам, чаще всего колбовидные, с закругленным основанием и удлиненной шейкой, 52—70 x 36—44 мкм, иногда мешковидные или цилиндрические, выводная трубка до 84 мкм длиной и 8 мкм диам., реже у спорангиев присутствуют только конические папиллы, крышечка спорангия куполообразная или коническая, 4—8 мкм диам., апофиза полушаровидная, 6—12 x 12—22 мкм. Ризомицелий разветвленный, 2—5 мкм диам., преимущественно изодиаметрический, реже с неправильными, удлиненными, мешковидными расширениями, с многочисленными несептированными, веретеновидными органами, 8—22 x 6—12 мкм, распределенными равномерно или образующими скопления, оболочки расширенных участков ризомицелия и веретеновидных органов утолщенные, красновато-коричневые.

Зооспоры шаровидные, 8.5—10 мкм диам., с крупной глобулой, 3—3.5 мкм диам., которая у свободно плавающих зооспор приобретает лимонно-желтый цвет, и жгутиком, 50 мкм длиной.

Покоящиеся споры округлые, 28 мкм диам., бесцветные, с гладкой оболочкой, 28 мкм диам.

Сапротроф на растительных субстратах в воде.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Польша).

3. **Nowakowskiella hemisphaerospora** Schanor, Amer. J. Bot., 29 : 174, 1942.

Зооспорангии обычно терминальные на коротких латеральных веточках, реже интеркалярные, гладкие, бесцветные, различаются по форме и размерам, чаще всего яйцевидные, эллипсовидные или грушевидные, 17.5—14 x 9.5—28 мкм, с одной или несколькими папиллами или выводными трубками, апикальными или латеральными, до 18 мкм длиной и 4—4.7 мкм диам., крышечка крупная, 3—3.5 мкм диам. Ризомицелий разветвленный, различного диаметра, с многочисленными веретеновидными органами.

Зооспоры шаровидные или яйцевидные, бесцветные, 4—6 мкм диам., бесцветные, с одной блестящей глобулой, жгутик 32—40 мкм длиной.

Покоящиеся тела в виде эллипсовидных контейнеров, содержащих 1—4 покоящиеся споры и такое же количество пустых клеток, чаще всего в контейнере 1 покоящаяся спора и одна пустая клетка. Покоящиеся

споры полушаровидные с одной крупной и несколькими мелкими глобулами, прорастание не наблюдалось.

Сапротроф в воде и почве на различных растительных субстратах.

Дальн. Восток (Сахалин). — Сев. Америка (США).

4. **Nowakowskiella elegans** (Nowak.) Schroet. Engler u. Prantl, Naturlichen Pflanzenfam., 1 : 82, 1892. — *Cladochytrium elegans* Nowak. pro parte, 1876; *N. endogena* Const., 1901; *N. profusa* Karling, 1941; *N. delica* Whiffen, 1943; *N. crassa* Karling, 1949.

Зооспорангии бесцветные, тонкостенные, с апофизой или без нее, обычно оперкулятные, иногда эндооперкулятные, шаровидные, овальные, грушевидные, цилиндрические, 10—60 мкм диам., часто в группах, иногда расположены линейно или беспорядочно, с одной, иногда с двумя выводными трубками, вершины которых закрыты слизистыми пробками. Ризомицелий плотный или рыхлый, степень ветвистости и длина нитей зависит от субстрата, ризоиды тонкие или толстые, длинные редковетвящиеся или утолщенные древовидные, сильно варьируют в толщине, до 20 мкм диам. на некоторых субстратах, с овальными или веретеновидными вздутиями, септированные, веретеновидные органы присутствуют или отсутствуют.

Зооспоры шаровидные или овальные, 3.5—7 мкм диам., с маленькой жировой глобулой, образуются эндогенно или частично эндогенно, собираются у выхода из спорангия и остаются неподвижными некоторое время, погруженные в слизистый матрикс.

Покоящиеся споры, если развиваются, то терминальные или интеркалярные, шаровидные, овальные, реже неправильные, 11—29 мкм диам., образуются из вздутий ризомицелия, оболочка гладкая, толстая, желтая или коричневая, при прорастании функционируют как спорангии или как проспорангии.

Сапротроф на растительных остатках и в слизистом чехле водорослей рода *Chaetophora*.

Аркт. (о. Врангеля), Европ. ч. — Европа, Азия, Америка, Африка.

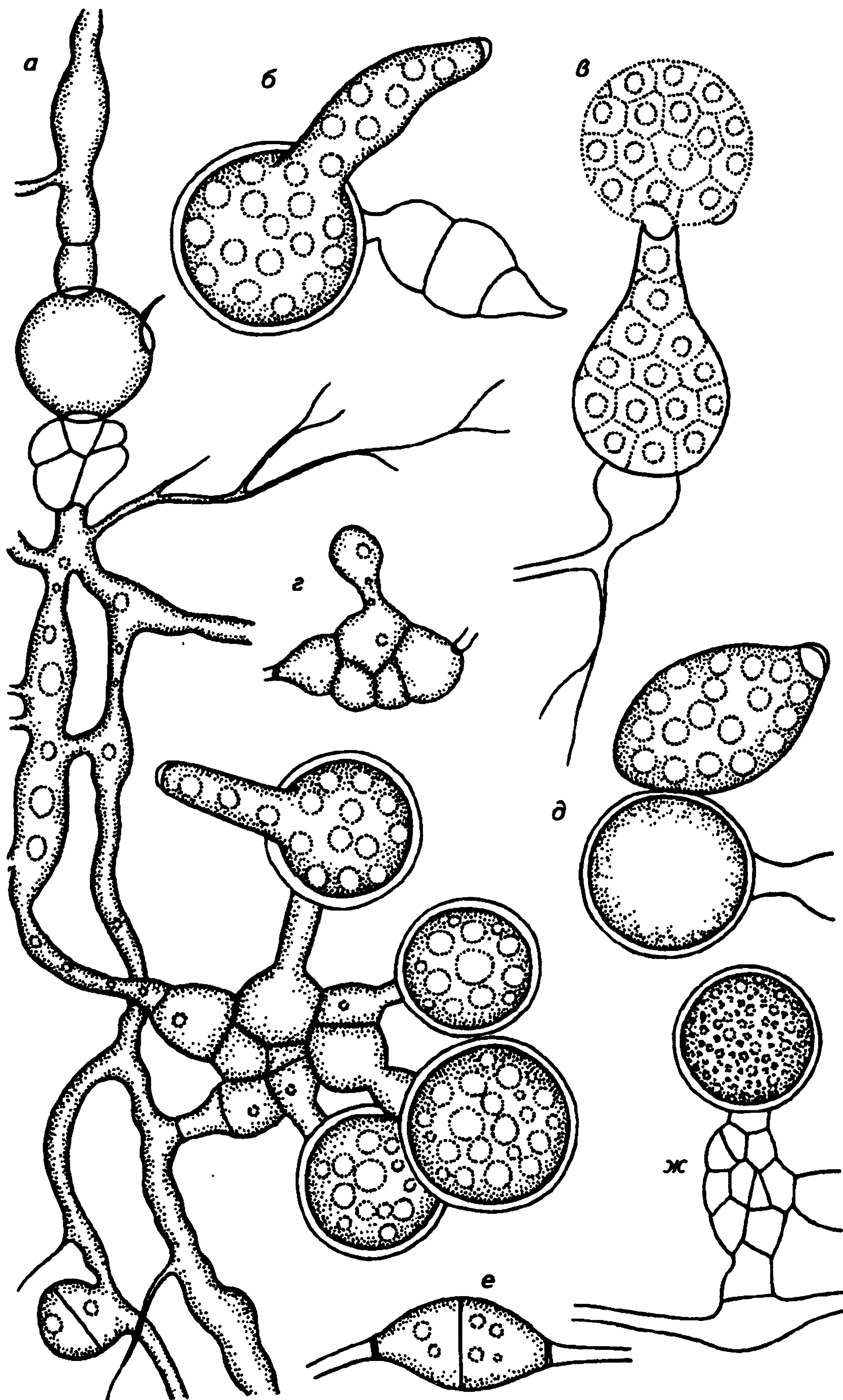
5. **Nowakowskiella ramosa** E.J.Butler, Mem. Dept. Agr. India, Bot. Ser., 1 : 141, 1907. Табл. XXXVIII.

Зооспорангии терминальные или интеркалярные, овальные, 15—20 x 22—30 мкм, удлиненные или слегка неправильные, с 1—3 низкими папиллами или выводными трубками до 100 мкм длиной, апофиза, если

---

**Таблица XXXVIII**

*Nowakowskiella ramosa* (по: Karling, 1944б): *а* — фрагмент таллома с анастомозами ризоидов и группой из 4 покоящихся спор, расположенных на паренхиматозном участке ризомицелия; *б* — прорастание покоящейся споры, функционирующей как спорангий; *в* — раскрытый зооспорангий с выходящими зооспорами; *г* — начальная стадия образования покоящейся споры; *д* — прорастание покоящейся споры, функционирующей как проспорангий; *е* — веретеновидный орган; *ж* — зрелая покоящаяся спора, расположенная на группе паренхиматозных клеток.


а
б
в
г
д
е
ж

имеется, шаровидная, до 11 мкм диам., крышечки овальные или круглые, 4—6 мкм диам.

Ризомицелий разветвленный, иногда септированный, 1.5—8 мкм диам., иногда с анастомозами, веретеновидные органы овальные, 4—6 x 6—10 мкм, или шаровидные, 5—6 мкм диам.

Зооспоры шаровидные, 6.6—8.8 мкм диам., с крупной, 3 мкм диам., глобулой и жгутиком 36—40 мкм длиной, способны к амебоидному движению, образуют шаровидную массу после выхода из спорангия.

Покоящиеся споры образуются из веретеновидных органов или из коротких латеральных веточек ризомицелия, шаровидные или слегка угловатые, 15—26 мкм диам., бесцветные или желтоватые, с многочисленными мелкими глобулами или одной центральной крупной глобулой, окруженной более мелкими, оболочка 1.8—2.6 мкм толщ., гладкая или слегка бородавчатая. При прорастании функционируют как проспорангии, образуя эпибиотический, тонкостенный зооспорангий, или как спорангии, при этом выводная трубка эндоспорангия проникает через оболочку покоящейся споры.

Сапротроф на растительных остатках в пресной воде.

Европ. ч. — Украина. — Европа (Венгрия), Америка, Африка (Египет).

## 4. Cladochytrium Nowak., pro parte

Cohn, Beitr. Biol. Pflanzen, 2 : 92, 1876.

Лит.: Голубева, 1982; Karling, 1937, Berdan, 1941; Hillegas, 1941.

Таллом преимущественно эндобиотический, полицентрический, состоит из разветвленной сети ризоидов с многочисленными септированными, веретеновидными органами и многочисленными спорангиями или покоящимися спорами. Зооспорангии иноперкулятные, интеркалярные или терминальные, с апофизой или без нее, с выводными трубками, часто пролиферирующие.

Зооспоры с одной глобулой, полностью формируются внутри спорангия и выходят через пору на конце выводной трубки.

Покоящиеся споры формируются бесполым путем, расположены на талломе так же, как спорангии, с утолщенной, гладкой или шиповатой оболочкой, при прорастании функционируют как проспорангии.

Тип рода: *C. tenue* Nowak., 1876.

Род включает 5 видов, сапротрофов на растительных остатках в воде и факультативных паразитов водорослей из родов *Spirogyra*, *Coleochaete* и *Chaetophora*.

В России известно 3 вида.

### *ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ*

1. Зооспоры, покоящиеся споры и веретеновидные органы, бесцветные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. C. tenue.

— Зооспоры, покоящиеся споры и веретеновидные органы с ярко-оранжевыми жировыми включениями . . . . . . 2. C. replicatum.

— Зооспоры окрашены, веретеновидные органы и покоящиеся споры бесцветные . . . . . . . . . . . . . . . . 3. C. aurantiacum.

1. **Cladochytrium tenue** Nowak., Cohn. Beitr. Biol. Pflanzen., 2 : 92, 1876. Табл. XXXIX.

Зооспорангии интра- или экстраматрикальные, терминальные или интеркалярные, образуются из вздутий на ризоидах или из сегментов веретеновидных органов, шаровидные, 8—30 мкм диам., грушевидные, лимоновидные, 8—18 x 10—22 мкм, с небольшой папиллой или довольно толстой выводной трубкой, конец которой выходит за пределы субстрата или в другую клетку хозяина. Ризомицелий разветвленный, основные оси до 3.5 мкм диам., веретеновидные органы удлиненные, 5—8 x 10—17 мкм, овальные, 6—8 x 9—12 мкм, с одной или двумя септами.

Зооспоры шаровидные, 4.5—5.5 мкм диам., с бесцветной глобулой и жгутиком, 25—28 мкм длиной, выходят через отверстие в выводной трубке и временно остаются неподвижными, двигаются с помощью жгутика или амебоидно.

Покоящиеся споры шаровидные, 8—16 мкм диам., овальные, 10—12 x 14—16 мкм, широко-веретеновидные, с бесцветной, гладкой оболочкой, при прорастании функционируют как проспорангии.

Сапротроф в мертвых тканях *Acorus calamus*, *Iris pseudoacorus*, *Glyceria spectabilis*, выделен из воды и почвы на целлюлозные приманки.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Германия, Франция, Румыния), Сев. Америка (США), Южн. Америка (Бразилия), Африка (Египет).

2. **Cladochytrium replicatum** Karling, Amer. J. Bot., 18 : 538, 1931. Табл. XL.

Зооспорангии обычно терминальные на коротких латеральных веточках, преимущественно яйцевидные или грушевидные, расположены свободно внутри клетки хозяина или заполняют ее полностью, и повторяют тогда ее форму, свободно лежащие спорангии, 8—18 мкм диам., с одной узкой цилиндрической выводной трубкой различной длины, иногда развивается несколько трубок. Ризоиды тонкие, сильно ветвящиеся, веретеновидные органы септированные, многочисленные.

Зооспоры шаровидные, 4—7.3 мкм диам., с оранжевой или желтой глобулой и длинным жгутиком, выходят через пору на вершине выводной трубки и образуют временно неподвижную массу, плавают с помощью жгутика или движутся амебоидно.

Покоящиеся споры расположены на талломе так же, как спорангии, преимущественно шаровидные, 9—21 мкм диам., с утолщенной шиповатой или гладкой, бесцветной оболочкой и крупной оранжевой или золотисто-коричневой жировой глобулой, при прорастании образуют проростковую трубку и функционируют как зооспорангии или как проспорангии.

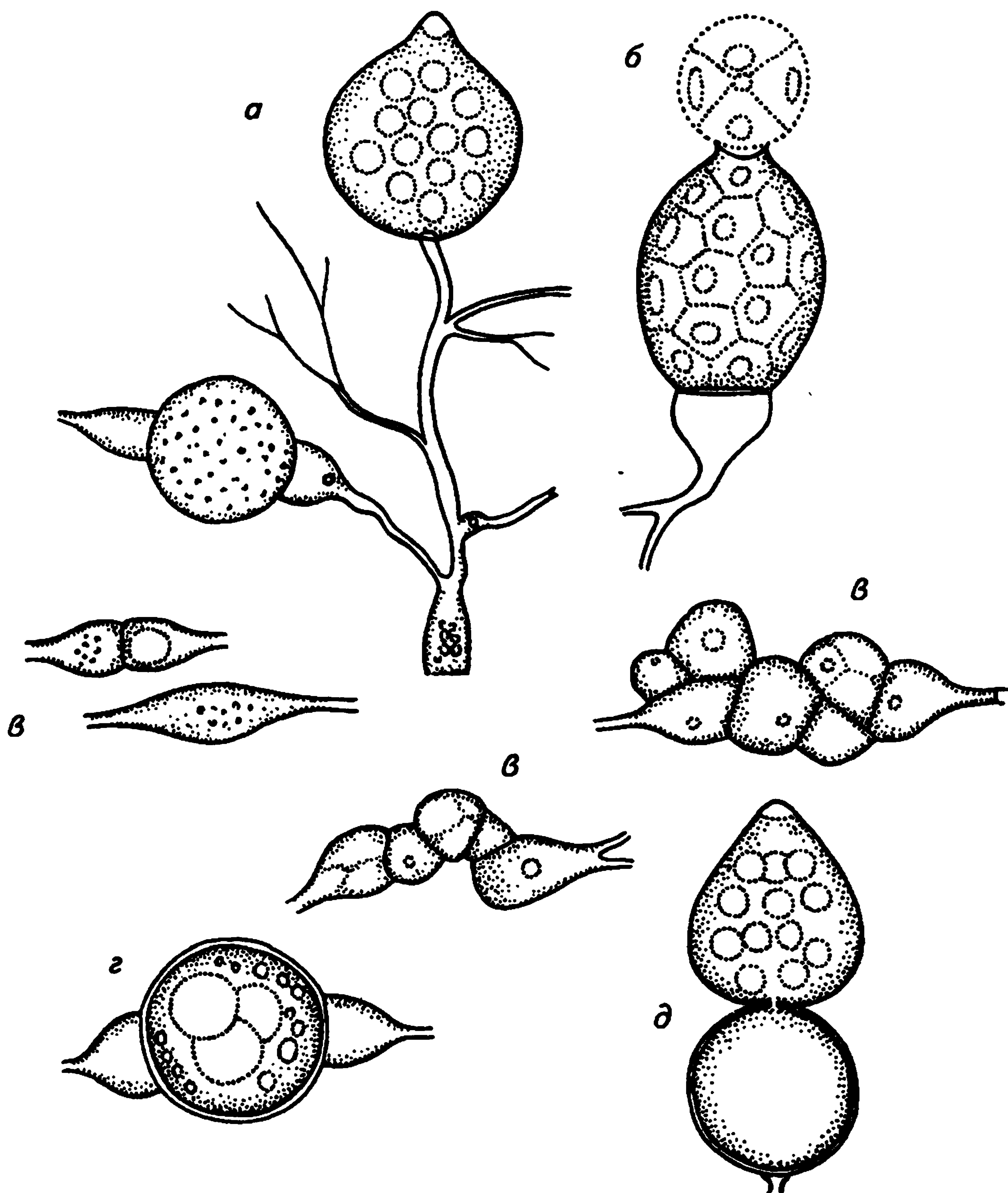


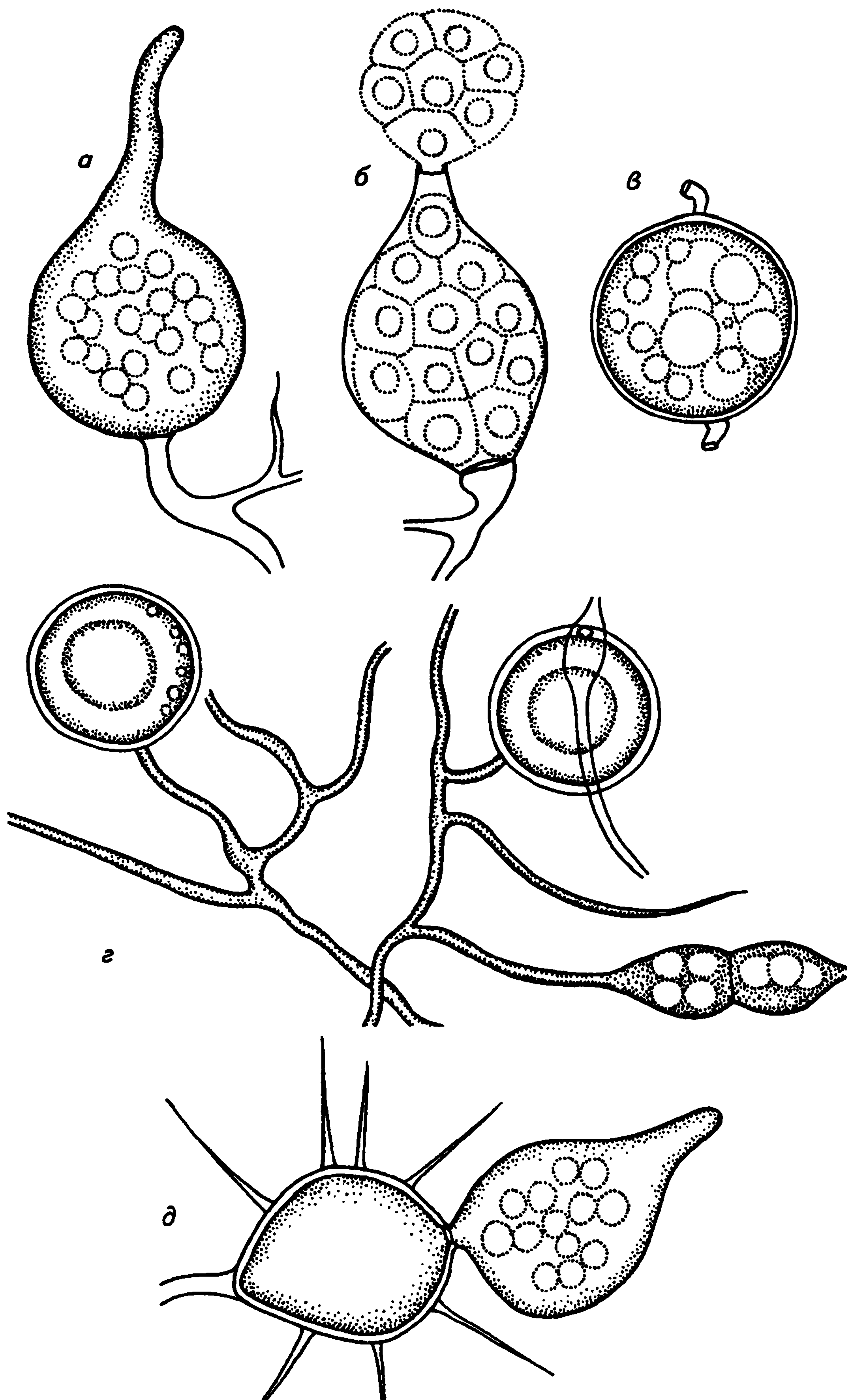

**Таблица XXXIX**

*Cladochytrium tenue*: *а* — зооспорангии, различных стадий развития на ризомицелии; *б* — зооспорангий с выходящими зооспорами; *в* — септированные веретеновидные органы; *г* — покоящаяся спора; *д* — проросшая покоящаяся спора с эпибиотическим спорангием.

---

**Таблица XL**

*Cladochytrium replicatum* (по: Karling, 1977): *а* — незрелый зооспорангий с длинной выводной трубкой; *б* — раскрытый зооспорангий с выходящими зооспорами; *в* — незрелая, гладкая покоящаяся спора; *г* — ризомицелий с веретеновидными органами и гладкими покоящимися спорами; *д* — проросшая, шиповатая покоящаяся спора.


а
б
в
г
д

Сапротроф на различных растительных субстратах, факультативный паразит в отмирающих клетках видов *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Coleochaete*.

Европ. ч. (Лен.), Дальн. Восток (Сахалин). — Европа (Венгрия, Великобритания), Сев. Америка (США), Южн. Америка (Куба, Бразилия, Мексика).

3. **Cladochytrium aurantiacum** Richards, Trans. Brit. Mycol. Soc., 39 : 261, 1956.

Зооспорангии шаровидные или почти шаровидные, 18—24 мкм диам., чаще всего терминальные на коротких веточках ризомицелия, с узкими выводными трубочками, 8—12 мкм длиной, молодые зооспорангии бесцветные, по мере созревания приобретают оранжевый цвет. Ризомицелий до 2 мкм диам., с неправильной формы вздутиями и крупными, бесцветными, веретеновидными органами.

Зооспоры шаровидные, 6—7 мкм диам., с латеральной оранжевой глобулой, 3.7—4 мкм диам., и длинным жгутиком, выходят из спорангия при растворении верхушки выводной трубки и остаются несколько минут в виде неподвижной группы, затем начинают двигаться и уплывают.

Покоящиеся споры шаровидные, 15—20 мкм диам., с гладкой оболочкой и одной крупной, бесцветной жировой глобулой, расположены на ризомицелии так же, как спорангии.

Сапротроф на различных растительных остатках в воде.

Европ. ч. (Лен.). — Европа (Великобритания).

## ЛИТЕРАТУРА


Артемчук Н.Я. Грибы Белого моря. Сапрофитные фикомицеты Кандалакшского залива в районе пролива Великая Салма // Микология и фитопатология. 1974. Т. 18, вып. 4. С. 281—291.

Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР // М.: Наука, 1981. С. 73—74.

Боровская М.Ф. Суперпаразит из водных фикомицетов // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5. С. 179.

Воронихин Н.Н. К флоре Phycomycetes Кавказа // Вестн. Тифл. Бот. Сада. 1920. Вып. 50. С. 8—14.

Воронихин Н.Н. Водоросли полярного и северного Урала // Тр. Ленинградск. о-ва естествоиспыт. 1930. Т. 60. N 30. С. 3—71.

Гоби Х.Я. О группе Amoeboidea, предшествующей гифимицетным грибам // Тр. С.-Петербург. о-ва естествоиспыт. 1884. Т. 15. С. 1—36.

Головин П.Н. Принципы систематики низших грибов // Тр. Всесоюзн. ин-та защиты растений. 1964. Вып. 23. С. 167—174.

Голубева О.Г. Современные проблемы систематики хитридиевых грибов (пор. Chytridiales) // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, вып. 5. С. 435—442.

Голубева О.Г. Пресноводные хитридиевые грибы Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1982. Т.16, вып. 5. С. 385—389.

Голубева О.Г. О распространении грибов рода Synchytrium dBy. et Wor. в СССР // Новости систематики низших растений. Л., 1983. Т. 20. С. 73—76.

Голубева О.Г. Перспективы применения электронной микроскопии в микологических исследованиях // В кн.: Эволюция и систематика грибов. Л.: Наука, 1984а. С. 46—52.

Голубева О.Г. Хитридиомицеты из почв юго-западной Туркмении // YII конференция по споровым растениям Ср. Азии и Казахстана. Тез. докл. Алма-Ата, 1984б. С. 20—21.

Голубева О.Г. Почвенные хиитридиомицеты СССР. I. Karlingia rosea (dBy. et Wor.) Johanson и Catenophlyctis variabilis Karling // Микология и фитопатология. 1984в. Т. 18, вып. 5. С. 360—366.

Голубева О.Г. Ультраструктура Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc. в клетках проростков картофеля // Микология и фитопатология. 1986а. Т. 20, вып. 2. С. 88—93

Голубева О.Г. Ультраструктурные особенности хитридиомицетов // Микология и фитопатология. 1986б. Т. 20, вып. 4. С. 335.

Голубева О.Г. Пресноводные хитридиомицеты СССР. II. Новые виды Rhizophydium Schenk. из Алтайского края // Новости ситематики низших растений. Л., 1988. Т. 25. С. 81—86.

Голубева О.Г. Пресноводные хитридиомицеты с островов Кунашир (Курильские о-ва) и Сахалин // Микология и фитопатология. 1993. Т. 27, вып. 6. С. 11—15.

Зеров Д.К. Хитридиевые грибы — Chytridiomycota // Очерк филогении бессосудистых растений. Киев. Наукова Думка, 1972. С. 151—161.

Кузнецов Е.А. Анабиоз у водных и почвенных низших грибов // Мат. YI Конф. по споровым растениям Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата. 1978. С. 188.

Кузнецов Е.А. Морские низшие грибы пролива Великая Салма Белого моря // Биология моря. 1979. N 1. С. 3—9.

Кузнецов Е.А. Анабиоз у низших водных грибов // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, вып. 5. С. 526—531.

Кузнецов Е.А. Хитридиевые и гифохитридиевые грибы озера Иссык-Куль // Мат. YII Конф. по споровым растениям Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата. 1984. С. 34.

Курсанов Л.И. Микология // М. 1940. 480 с.

Литвинов М.А. Материалы к изучению хитридиевых грибов пресных вод Латвии // Труды Ботанического института им. Комарова. 1953. Сер. 2, вып. 8. С.

Литвинов М.А. О критериях вида у Chytridiales // Проблема вида в ботанике. М.-Л., 1958. С. 68—84.

Литвинов М.А. К систематике рода Olpidium // Тр. Ботан. ин-та им. Комарова. 1959. Сер. 2, вып. 12. С. 189—212.
Логвиненко Л.И. Эндопаразиты сапролегниевых грибов и перспективы их применения в биологической борьбе с возбудителями дерматозов рыб // Мат. конф. молодых ученых Украины. Киев. 1970.
Логвиненко Л.И. Эколого-систематический обзор фикомицетов некоторых водоемов Украины: Автореф. дис. канд. биол. наук. ХГУ. Харьков. 1972.
Мещерякова Р.И., Логвиненко Л.И. К изучению пресноводных хитридиевых на Украине // YII Съезд ВБО. Тез. докл. Донецк. 1983. Л.: Наука. С. 432.
Миловцова М.А. Водные фикомицеты Харькова и его окрестностей // Тр. Харьков. ин-та Ботаники. 1935. Т. 1. С. 28—37.
Миловцова М.А. Polyphagus fominii Milovtz. sp. nov. // Сб. посв. памяти акад. О.В.Фомина. Киев. 1938.
Милько О.О. Грибы, выделенные из воды советской части реки Дунай // Мікробиол. журн. 1965. N 3. С. 38—44.
Наумов Н.А. Флора грибов Ленинградской области. I. Архимицеты и фикомицеты // М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1954. 182 с.
Новогрудский Д.М., Теплякова З.Ф. К биологии сапрофитной почвообитающей микохитридии Rhyzophlyctis rosea // Бюлл. моск. об-ва испыт. природы. 1949. Т. 54, вып. 2. С. 47—55.
Райченко А.А. О хитридиевом грибке: Rhyzophydium sphaerocarpum (Zopf) Fischer // Изв. импер. СПб бот. сада. 1902. Т. 2. С. 124—134.
Сербинов И.Л. История развития хитридиевого грибка Sporophlyctis rostrata (nov. gen. et spec.) // Тр. имп. СПб об-ва естествоиспыт. 1899а. Т. 30, вып. 1. С. 1—3.
Сербинов И.Л. К морфологии и биологии Olpidium ramosum // Тр. имп. СПб об-ва естествоиспыт. 1899б. Т.30, вып. 6. С. 224—226.
Сербинов И.Л. К морфологии хитридиевых // Дневник XI Съезда русск. естествоиспыт. и врачей. СПб. 1901. С. 59.
Сербинов И.Л. Новые данные к морфологии хитридиевых грибов // Дневник XI Съезда русск. естествоиспыт. и врачей. СПб. 1902. С. 10.
Сербинов И.Л. О водорослях и водяных грибах горной части Крыма // Тр. СПб об-ва естествоиспыт. 1905. Т. 34. С. 235—243.
Сербинов И.Л. Организация и развитие некоторых Chytridineae Schroet. // Ботанические записки. 1907. Вып. 24. С. 1—173.
Ячевский А.А. К филогенетике грибов // Юбилейный сборник, посвященный И.П. Бородину. Л. 1927. С. 178—179.
Ячевский А.А., Ячевский П.А. Определитель грибов. Т. I. — Фикомицеты. М.-Л., 1931. 293 с.
Ajello L. Phlyctochytrium aureliae parasitised by Rhizophydium chytridiophagum // Mycologia. 1945. Vol. 37, N 2. P. 109—119.
Artemchuk N.S. The fungi of the White Sea. III. New Phycomycetes discovered in the Great Salma Strait of the Kandalakshian Bay // Veroff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven. 1972. H. 13. S. 231—237.
Barr D.J.S. Studies on Rhizophydium and Phlyctochytrium (Chytridiales) I. Comparative morphology // Can. J. Bot. 1969. Vol. 47. P. 991—997.
Barr D.J.S. Morphology and taxonomy of Entophlyctis confervae-glomeratae (Chytridiales) and related species // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49, N 22. P. 2215—2222.
Barr D.J.S. Morphology and zoospore discharge in single-pored epibiotic Chytridiales // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 1. P. 164—178.
Barr D.J.S. Taxonomy and phylogeny of chytrids // Biosystems. 1978. Vol. 10. P. 153—165.
Barr D.J.S. An outline for the reclassification of the Chytridiales and for a new order, the Spizellomycetales // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58, N 22. P. 2380—2394.
Bartsch A.F. Reclassification of Chytridium spinulosum with additional observations on its life history // Mycologia. 1939. V. 31. P. 558—571.
Bary A.de, Woronin M.S. Beitrag zur Kenntniss der Chytridieen // Ber. Verhandl. Naturf. Gesell. Freiburg. 1863. H. 3. S. 22—61.
Batko A. A new Dangeardia which invade motile chlamydomanadaceous monads // Acta. mycol. 1970. Vol. 6. N 2. P. 407—432.
Batko A., Hassan S.K. N. methistemichroma. A new Nowakowskiella with yellow-spotted zoospores // Sydowia. 1982. T. 35. P. 27—36.

Berdan H. A developmental study of three saprophytic chytrids.I. Cladochytrium hyalinum sp. nov. // Amer. J. Bot. 1941. Vol. 26, N 4. P. 455—463.
Booth T. Occurrence and distribution of some zoosporic fungi from soils of Hibben and Moresby Islands and Queen Charlotte Islands // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49, N 9. P. 951—969.
Booth T., Barrett P. Occurrence and distribution of zoosporic fungi from Devon Island, Canadian Eastern Arctic // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49, N 3. P. 359—369.
Braun A. Betrachtungen uber die Erscheinung der verjungung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze // 1850. Leipzig. 363 s.
Braun A. Ueber Chytridium, eine Gattung einzelliger Schmarotzergewasche auf Algen und Infusorien // Monatsber. Berlin Akad. 1855. S. 378—384.
Canter H.M. Studies on British chytrids. V. Olpidium hyalothecae Scherffel and O. utriculiforme Sherffel // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1949. Vol. 32, N 1. P. 22—29.
Canter H.M. Studies on British chytrids. VI Aquatic Synchytriaceae // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1949. Vol. 32, N 1. P. 69—94.
Canter H.M. Fungal parasites of the Phytoplankton. I (Studies on British chytrids. X) // Ann. Bot. 1950. Vol. 54. P. 263—389.
Canter H.M. Fungal parasites of Phytoplankton. II (Studies on British chytrids XII) // Ann. Bot., 1951. Vol. 55, P. 129—156.
Canter H.M. Fungal parasites of phytoplancton. III. // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1954. Vol. 37. P. 111—133.
Canter H.M. Fungal parasites of the phytoplankton. VII. // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1963. Vol. 45. P. 419—428.
Canter H.M. Studies on British chytrids. XXX. On Podochytrium cornutum Sparrow // Proc Linn. Soc. London. 1970. Vol. 63. P. 47—52.
Couch J.N. Rhizophydium, Phlyctochytrium and Phlyctidium in the United States // J. Elisha Mitchell. Sci. Soc. 1932. Vol. 47. P. 245—360.
Couch J.N. New or little known Chytridiales // Mycologia. 1935. Vol. 27, N 2. P. 160—175.
Couch J.N. Heterothallism in the Chytridiales. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1939. Vol. 55. P. 409—414.
Curtis K.M. The life-history and cytology of Synchytrium endobioticum (Schilb.) Perc., the cause of wart disease in potato // Phil. Trans. Roy. Soc. 1921. Vol. 210. P. 409—478.
Dangeard P.A. Observations sur la famille des Labyrinthulees et sur quelques autres parasites des Cladophora // Le Botaniste. 1932. T. 24. P. 217—258.
Dangeard P.A. Memoire sur les Chytridinees // Le Botaniste. 1889. T. 1. P. 39—74.
Dangeard P.A. Memoire sur les parasites du noyau et du protoplasm // Le Botaniste. 1895. T. 4. P. 199—248.
Dogma I.J. Observations on some cellulophilic chytridiaceous fungi // Arch. f. Microbiol. 1969. Bd. 66. S. 203—219.
Dogma I.J. Developmental and taxonomic studies of rhizophlyctoid fungi. Chytridiales. III Chitinophilic Rhizophlyctis with resting spores of sexual origin // Nova Hedwigia. 1974a. Bd. 25, Hf. 1—2. S. 51—87.
Dogma I.J. Developmental and taxonomic studies on Rhizophlyctoid fungi. Chytridiales. II The Karlingia (Rhizophlyctis) rosea complex // Nova Hedwigia. 1974б. Bd. 25, hf. 1—2. S. 1—51.
Dogma I.J. Studies on chitinophilic Siphonaria, Diplophlyctis and Rhizoclosmatium, Chytridiales. III Nephrochytrium complicatum Willoughby, another Diplophlyctis with a sexual phase // Nova Hedwigia. 1974в. Bd. 25, hf. 1—2. S. 143—159.
Domjan A. Wasserpils — Daten aus der Umgebung von Szeged and Tihanyl // Folio cryptogam. 1936. Bd.2. S. 8—50.
Fitzpatrick H.M. The lower fungi-phycomycetes // Mc Graw-Hill, New York. 331 p.
Fott B. New chytrids parasitizing on algae // Z. vestnik Kral ces. spol. Nauk i Tr. Matem. 1950. — Privo. Roc. 4, c. 1. S. 1—10.
Foust F.K. A new species of Rozella parasitic on Allomyces // I. Elisha Mitchell Sci. Soc. Vol. 53. P. 197—204.
Fuller M.S. (ed.) Lower fungi in Laboratory. // Athens. 1978. 212 p. (Palfrey contributions in Botany, N 1).
Gaertner A. Ueber das Vorkommen niederer Erdphycomyceten in Afrika, Schweden und einigen mitteleuropaischen Standorten // Arch. f. Mikrobiol. 1954. Bd. 21. Hf. 1. S. 4—56.
Gaumann E.A. Vergleichende Morphologie der Pilze // Jena. 1926. 626 s.

Geitler L. Entwickelungsgeschichte der Chytridiale Eutophlyctis apiculata auf der Protococcale Hypnomonas lobata // Oesterr. Bot. Reitschr. 1962. Bd. 109. S. 138—149.
Geitler L. Dangeardia sporapiculata n. sp., der Begriff «apiculus» und die Gattungs abgrenzung bei einigen Chytridialen // Sydowia. 1963. T. 16. P. 324—330.
Harder R. Ueber das Vorkommen niederer Phycomyceten in deutschen Boden // Nachr. Akad. Wiss. Gottingen, Math.-Phys. Kl. 1948. S. 5—7.
Harder R., Uebelmesser E. Uber marine saprophytische Chytridiales und einige andere Pilze vom Meeresboden und Meeresstrand // Arch. f. Mikrobiol. 1955. Bd. 22. Hf. 2. S. 87—114.
Harder R., Uebelmesser E. Uber niedere Erdphycomyceten Australiens // Arch. f. Mikrobiol. 1959. Bd. 32. Hf. 2. S. 115—126.
Haskins R.H. Studies in the lower Chytridiales. II. Endo-operculation and sexuality in the genus Diplophlyctis // Mycologia. 1950. Vol. 42, N 7. P. 772—778.
Hillegas A.B. Observations on a new species of Cladochytrium // Mycologia. 1941. Vol. 33, N 5. P. 618—632.
Johns R.M. Additions to the Phycomycete flora of the Douglas Lake Region. III A new species of Scherffeliomyces // Mycologia. 1956. Vol. 48, N 4. P. 433—438.
Johns R.M. A new Polyphagus in algal culture // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 31, N 4. P. 397—404.
Johnson T.W.Jr. Aquatic fungi of Iceland: Olpidium (Braun) Rab. // Arch. f. Microbiol. 1969. Bd. 69. S. 1—11.
Johnson Jr. Resting spore germination in three chytrids // Mycologia. 1977. Vol. 69, N 1. P. 34—45.
Karling J.S. A saprophytic species of Catenaria isolated from roots of Panicum variegetum // Mycologia. 1934. Vol. 26, N 4. P. 528—543.
Karling J.S. The endo-exogenous method of growth and development of Chytridium lagenaria // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 6. P. 615—627.
Karling J.S. The cytology of the Chytridiales with special reference to Cladochytrium replicatum // Mem. Torrey Bot. Club. 1937. Vol. 19. P. 3—92.
Karling J.S. Two new operculate chytrids // Mycologia. 1938a. Vol. 30, N 2. P. 302—312.
Karling J.S. Studies on Rhizophydium. II. Rhizophydium laterale // Bull. Torrey Bot. Club. 1938b. Vol. 65. P. 624.
Karling J.S. Parasitism among chytrids // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29, N 1. P. 24—35.
Karling J.S. Brazilian chytrids. III. II. New species of Rhizidum // Amer. J. Bot. 1944a. Vol. 31, N 2. P. 254—261.
Karling J.S. Brazilian chytrids. I. Species of Nowakowskiella // Bull. Torrey. Bot. Club. 1944b. Vol. 71. P. 374—389.
Karling J.S. Brazilian chytrids. VI. Rhopalophlyctis and Chytriomyces, two new chitinophylic operculate genera // Amer. J. Bot. 1945(a). Vol. 32, N 3. P. 362—369.
Karling J.S. Brazilian chytrids. V. Nowakowskiella macrospora n. sp. and other polycentric species // Amer. J. Bot. 1945(b). Vol. 39, N 1. P. 29—35.
Karling J.S. Brazilian chytrids. IX. Species of Rhizophydium // Amer. J. Bot. 1946. Vol. 33, N 3. P. 328—344.
Karling J.S. Chytridiosis of seale insects // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35, N 2. P. 246—254.
Karling J.S. Cladochytrium setigerum sp. nov. and Septochytrium marylandicum sp. nov. from Maryland // Bull. Torrey Bot. Club. 1951. Vol. 78. P. 38—43.
Karling J.S. Micromyces and Synchytrium // Mycologia. 1953. Vol. 45, N 2. P. 276—287.
Karling J.S. Synchytrium // Acad. Press. N.Y.-London. 1964. 470 p.
Karling J.S. Some zoosporic fungi of New Zealand. V. Asterophlyctis, Obelidium, Rhizoclosmatium, Siphonaria and Rhizophlyctis // Sydowia. 1967. Vol. 20. P. 96—107.
Karling J.S. Zoosporic fungi of Oceania. III. Monocentric chytrids // Arch. f. Mikrobiol. 1968. Bd. 61. S. 112—127.
Karling J.S. Some zoosporic fungi of New Zealand. XIV. Additional species // Arch. f. Mikrobiol. 1970. Bd. 70. S. 266—287.
Karling J.S. On Chytridium Braun, Diplochytridium N.G. and Canteria N.G. (Chytridiales) // Arch. f. Mikrobiol. 1971. Bd. 76. S. 126—131.
Karling J.S. The present status of Sphaerita, Pseudosphaerita, Morella and Nucleophaga // Bull. Torrey Bot. Club. 1973. Vol. 99. P. 223—228.
Karling J.S. Chytridiomycetarum Iconographia. Monticello. N.Y., 1977. 414 p.
Koch W.J. Studies in the genus Chytridium with observations on a sexually reproducing species // J.Elisha Mitchell Sci. Soc. 1951. Vol. 67. P. 267—278.

Koch W.J. Two new chytrids in pure culture. Phlyctochytrium punctatum and Ph. irregulare // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1957. Vol. 73. P. 108—121.
Kreisel H. Grundzuge eines naturlichen Systems der Pilze // Jena. 1969. 245 s.
Lange L., Olson L.W. The Uniflagellate Phycomycete Zoospore // Dansk botanisk arkiv. 1979. Vol. 33, N 2.
Lange L., Olson L.W. Germination and parasitation of the resting sporangia of Synchytrium endobioticum // Protoplasma. 1981. Vol. 106. P. 69—82.
Lingappa Y. Sexuality in Physoderma pulposa Wallroth // Mycologia. 1959. Vol. 51, N 2. P. 151—158.
Miller C.E. A developmental study with SEM of sexual reproduction in Chytriomyces hyalinus Karling // Bull. Soc. bot. Fr. 1977. Vol. 24, N 5—6. P. 281—289.
Moore E.D., Miller C.E. Resting body formation by rhizoidal fusion in Chytriomyces hyalinus // Mycologia. 1973. Vol. 65, N 2. P. 145—154.
Moore E.D., Miller C.E. Observations on sexual fusions in Chytriomyces hyalinus // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58, N 4. P. 474.
Nemec B. Zur Kenntnis der niederen Pilze. IV. Olpidium brassicae Wor. und zwei Entophlyctis Arten // Bull. Internat. Acad. Sci. Boheme. 1912. Bd. 17. S. 16—25.
Nowakowski H. Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen I. Polyphagus euglenae, eine Chytridiaceae mit geschlechtlicher Fortpflanzung // In: Conh. Beitr. Biol. Pflanzen. 1876. Bd. 2. S. 203—216.
Ookubo M. Studies on the aquatic fungi in the moors and ponds of Hakkoda // Nagaoa. 1954. Vol. 4. P. 48—60.
Paterson R.A. Parasitic and saprophytic Phycomycetes which invade planctonic organisms. II A new species of Dangeardia with notes on other lacustrine fungi // Mycologia. 1958. Vol. 50. P. 453—468.
Persiel I. Beschreibung neuer Arten der Gattung Chytriomyces und einigen seltener niederer Phycomyceten // Arch. f. Microbiol. 1960. Bd. 36. S. 283—305.
Reinboldt B. Uber die Verteilung einiger niederer Phycomyceten im Erdboden // Arch. f. Mikrobiol. 1951. Bd. 16. Hf. 2. S. 177—200.
Remy E. Uber niedere Bodenphycomyceten // Arch. f. Mikrobiol. 1949. Bd. 14. Hf. 2. S. 212—239.
Richards M. The life history of Diplophlyctis laevis. // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1951. Vol. 34. P. 483—488.
Rieth A. Beitrag zur Kenntnis der Gattung Micromyces Dangeard. I. Micromyces ovalis nov.spec. // Osterr. bot. Zeitschr. 1950. Bd. 97. S. 510—516.
Rieth A. Micromyces laevis Canter in Deutschland nebst einigen Bemerkungen uber die Wasserlebende algen-parasitare Gruppe der Synchytriaceae // Die Kulturpflanze. 1956a. Bd. 4. S. 27—45.
Rieth A. Beitrag zur Kenntnis der Phycomyceten. III. // Die Kulturpflanze. 1956b. Bd. 4. S. 181—186.
Rytz W. Beitrage zur Kenntnis der Gattung Synchytrium // Centr. Bakteriol. Parasitenk. Abt. II. 1907. Bd. 18. S. 635—655.
Shen S.C. A form of Sporophlyctis rostrata with ciliated spores // Amer. J. Bot. 1944. Vol. 31, N 2. P. 229—233.
Schenk A. Algologiche Wittelungen. // Phys. Med. Gesell. Wursburg A.F. 1858. Bd. 8. S. 235—259.
Scherffel A. Zur Sexualitat der Chytridineen (Der «Beitrage zur Kenntnis der Chytridineen» Teil I.) // Arch. f. Protistenk. 1925. Bd. 53. S. 1—58.
Scherffel A. Beitrage zur Kenntnis der Chytridineen. Teil. III. // Arch. f. Protistenk. 1926. Bd. 54. 510 s.
Scholz E. Uber niedere Phycomyceten aus Salzboden und ihr Verhalten in Salzlosungen // Arch. f. Mikrobiol. 1958. Bd.30. Hf. 2. S. 119—146.
Skuja H. Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweeden // Symbol. Bot. Upsaliensis. Bd. 9. S. 11—399.
Sorgel G. Dauerorganbildung bei Rozella allomycis Foust, ein Beitrag zur Kenntnis der Sexualitat der niederen Phycomyceten // Arch. f. Microbiol. 1952. Bd. 17. 247 s.
Sorokin N.W. Einige neue Wasserpilze (Zygochytrium aurantiacum, Tetrachytrium triceps) // Bot. Zeitung. 1874. Bd. 32. S. 305—315.
Sorokin N.W. Apercu systematique des Chytridiacees recoltees en Russie et dans l' Asie Centrale // Arch. Bot. Nord. France. 1883. T. 2. P. 1—42.
Sparrow F.K. Observations on the aquatic fungi of Cold Spring Harbor. Mycologia. 1932. Vol. 24. N 2. P. 268—303.

Sparrow F.K. Observations on operculate chytrIdiaceous fungi, collected in the vicinity of Itacha. New York. // Amer. J. Bot. 1933. Vol. 20, N 1. P. 63—77.
Sparrow F.K. A contribution to our knowledge of the aquatic Phycomycetes of Great Britain // J. Linn. Soc. London (Bot.). 1936. Vol. 50. P. 417—478.
Sparrow F.K. Some chytridiaçeous inhabitants of submerged insect exuviae // Proc. Amer. Philos. Soc. 1937. Vol. 78. P. 23—53.
Sparrow F.K.J. Unusual chytridiaceous fungi //Papers Mich. Acad. Sci Arts. and Letters. 1939. Vol. 24. P. 121—126.
Sparrow F.K. A contribution to our knowledge of the Phycomycetes of Cuba // Rev. Soc. Cubana Bot. 1952. Vol. 9. P. 34—40.
Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes // Ann. Arbor. 1960. 1187 p.
Sparrow F.K. Chytridiomycetes, Hyphochytridiomycetes. In: The Fungi, an advanced treatise, V. IV 13, eds. Ainsworth G.C., Sussman A.S., N. Y.-London // Acad. Press. 1973. P. 85—110.
Sparrow F.K., Barr M.E. Additions to the Phycomycete flora of the Douglas Lake region. I. New taxa and records // Mycologia. 1955. Vol. 47, N 5. P. 546—556.
Taylor J.W., Fuller M.S. The Golgi apparatus, zoosporogenesis and development of the zoospore discharge apparatus of Chytridium confervae // Exp. Mycol. 1981. Vol. 5, N 1. P. 35—59.
Uebelmesser E.R. Uber einige neue Chytridineen aus Erdboden (Olpidium, Rhizophydium, Phlyctochytrium, Rhizophlyctis) // Arch. f. Microbiol. Bd. 25. S. 307—324.
Umphlett C.J., Holland M.M. Resting spores in Phlyctochytrium planicorne // Mycologia. 1960. Vol. 52. P. 429—435.
Umphlett C.J., Koch W.J. Two new dentigerate species of Phlyctochytrium (Chytridiomycetes) // Mycologia. Vol. 61, N 9. P. 1021—1030.
Wager H. The life history and cytology of Polyphagus euglenae // Ann. Bot. 1913. Vol. 27. P. 173—202.
Whiffen A.J. A discussion of taxonomic criteria in the Chytridiales // Farlowia. 1944. Vol. 1. P. 583—589.
Willoughby L.G. Chitinophilic chytrids from lake muds // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1961. Vol. 44. P. 586—592.
Willoughby L.G. A study of the distribution of some lower fungi in soil // Nova Hedwigia. 1964. Bd. 7. Hf. 1. S. 133—150.
Woronin M. Neuer Beitrag zur kenntnis der Chytridineen. Entwickelungsgeschichte von Synchytrium mercurialis Fckl. // Botan. Z. 1878. Bd. 26. S. 81—87.
Zopf W. Zur Kenntniss der Phycomyceten. I. Zur Morphologie und Biologie der Ancylisteen und Chytridiaceen // Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 1884. T. 47. P. 143—236.
Zopf. W. Zur Kenntnis der Infections-Krunkheiten niederer Thiere und Pflanzen // Nova Acta. Acad. Leop.-Carol. T. 52. P. 313—376.

## СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

**Апофиза** — вздутие ризоида, расположенное непосредственно под спорангием, иногда в процессе онтогенеза таллома функционирует как проспорангий.

**Апланоспоры** — неподвижные споры бесполого размножения.

**Веретеновидные органы** — одноклеточные или многоклеточные вздутия на ризомицелии, часто веретеновидной формы, иногда участвующие в образовании покоящихся спор.

**Голокарпический (таллом)** — лишенный специализированной вегетативной системы (ризоидов) и целиком превращающийся при созревании в генеративный орган (спорангий, сорус).

**Зооспоры или планоспоры** — подвижные, снабженные жгутиком, споры бесполого размножения.

**Иноперкулятный (зооспорангий)** — лишенный крышечки, в котором поры для выхода зооспор образуются при ослизнении папилл или разрыве участка оболочки.

**Интербиотический (таллом)** — расположенный во внешней среде и контактирующий с субстратом только концами ризоидов.

**Интраматрикальный (таллом)** — расположенный внутри неживого субстрата.

**Моноцентрический (таллом)** — имеющий один орган размножения и один центр развития ризоидов.

**Оперкулюм** — крышечка, участок оболочки спорангия, отбрасываемый во время выхода зооспор и сохраняющий после этого свою форму.

**Оперкулятный (зооспорангий)** — раскрывающийся с помощью крышечки.

**Папилла** — выпуклая желеобразная пробка, закрывающая пору зооспорангия и при выходе зооспор истончающаяся в мембрану, заключающую на некоторое время массу освобожденных зооспор.

**Полицентрический (таллом)** — имеющий несколько органов размножения и соответственно несколько центров развития ризоидов.

**Просорус** — участок таллома, как правило, одна клетка, из которой тем или иным способом развивается сорус зооспорангиев.

**Проспорангий** — участок таллома, как правило, одна клетка, из которой развивается спорангий.

**Эндобиотический (таллом)** — расположенный внутри живого субстрата.

**Эпибиотический (таллом)** — расположенный на поверхности живого субстрата, внутрь которого проникают только ризоиды.

**Эндооперкулюм** — крышечка, которая развивается не на апикальном конце, а внутри выводной трубки спорангия.

# СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ ФАМИЛИЙ АВТОРОВ, УКАЗАННЫХ ПРИ ТАКСОНАХ ХИТРИДИЕВЫХ ГРИБОВ

Ajello — L. Ajello (1916—).
Atkinson — G. F. Atkinson (1854—1918).
Barr — D. J. S. Barr (1937—).
Bartsch — A. F. Bartsch (1913—).
Batko — S. A. A. B. Batko (1904 —).
Berdan — H. B. Berdan (1901).
Blytt — A. G. Blytt (1843—1898).
Braun — A. K. Braun (1805—1877).
Bubak — F. Bubak (1865—1925).
Butler — E. J. Butler (1874—1943).
Canter — H. M. Canter (публ. 1949).
Cienkowski — L. de Cienkowski (1822—1887).
Const. — I. C. Constantineanu (1860—1931).
Cook — M. T. Cook (1869—1952).
Cornu — M. M. Cornu (1843—1901).
Couch — J. N. Couch (1896—1986).
Cuboni — G. Cuboni (1852—1920).
Dang. — P. C. A. Dangeard (1862—1947).
dBy. — A. de Bary (1831—1888).
DC. — A. P. de Candolle (1778—1841).
Deckenbach — K. N. Deckenbach (публ. 1903).
Dias — M. R. Dias (публ. 1968).
Domjan — A. Domjan (публ. 1936).
Farlow — W. G. Farlow (1844—1919)
Fckl. — K. W. G. L. Fuckel (1821—1876).
Fischer — A. Fischer (1858—1913).
Fott — B. Fott (1908—1976).
Gaertner — A. Gaertner (публ. 1954).
Gaum. — E. A. Gaumann (1893—1963)
Golov. — P. N. Golovin — П. Н. Головин (1897—1968)
Golub. — O. G. Golubeva — О. Г. Голубева (1953—)
Hassan — S. Hassan (публ. 1954)
P. Henn. — P. C. Hennings (1841—1949).
Ito — S. Ito (1883—1962).
Jacz. — A. A. Jaczewski — А.А. Ячевский (1863—1932).
Johanson — A. E. Johanson (публ. 1944).
Juel — H. O. Juel (1863—1931).
Karling — J. S. Karling (1898—).
Koch — W. J. Koch (1924—).
Lagerh. — N. G. Lagerheim (1860—1926).
Massee — G. E. Massee (1850—1917).
Minden — M. D. von (1871—).
Nowak. — L. Nowakowski (1847—19??).
Pat. — N. T. Patouillard (1854—1926).
Peck — C. H. Peck (1833—1917).
Perc. — J. Percival (1863—1949).
H. E. Petersen — H. E. Petersen (1877—1946).
Pfitzer — E. H. H. Pfitzer (1846—1906).
Pound — R. Pound (1870—1964)
Rab. — G. L. Rabenhorst (1806—1881).
Raciborski — M. Raciborski (1863—1917).
Richards — M. Richards (публ. 1956).
Rosen — H. R. Rosen (1889—1962).
Sacc. — P. A. Saccardo (1845—1920).
Saht. — S. Sahtiyanci (публ. 1962).
Sam. — K. Sampson (публ.1932).
Schaarschmidt — J. Schaarschmidt (1860—1930).
Shanor — L. Shanor (1914—).
A. Schenk — J. A. Schenk (1815—1891).
Scherff. — A. Scherffel (1865—1938)
Schilb. — K. Schilbersky (1863—1935).
B. Schroeder — J. L. B. Schroeder (1867—1928).
Schroet. — J. Schroeter (1837—1894).
Serb. — I. L. Serbinow (1872—1950).
Seymour — C. P. Seymour (публ. 1963).
Skwortzow — B. V. Skwortzov — Б. В. Скворцов (1890—1980)
Sorokin — N. V. Sorokin — Н. В. Сорокин (1846—1909).
Sparrow — F. K. Sparrow (1903—1977).
Syd. — H. Sydow (1879—1946)
Thaxter — R. Thaxter (1858—1932).
Thuemen — F. Thuemen von (1839—1892).
Tomaschek — A. Tomaschek (1826—1891).
Uebelmesser — E. R. Uebelmesser (публ. 1956).
Umflett — C. J. Umflett (публ. 1956).
Valkanov — A. Valkanov (публ. 1929).
Whiffen — A. J. Whiffen (1916—).
de Wild. — E. A. J. de Wildeman (1866—1947).
Wille — J. N. Wille (1858—1924).
Wize — C. Wize (публ. 1905).
Wor. — M. S. Woronin — М. С. Воронин (1838—1903).

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ *


Achlyogeton Schenk 54, **55**
-entophytum Schenk **55**, 57
-rostratum Sorokin 55
-solatium Sorokin 55
-salinum Sorokin 55
Achlyogetonaceae Sparrow 14, **54**, 58
Achlya 27, 55
-polyandra 27
-racemosa 27
Allomyces 27
-arbuscula 27
-javanicus 27
-moniliformis 32
-sp. 28
*Ancylistales* 57
Aphanomyces 55
*Asterocystis* 17
*-radicis* de Wild 17
Bicricium Sorokin 54, **55**
-lethale **57**
Blastocladiales 5, 11, 13, 32, 58
Blastocladiella 32
-cystogena 32
Blyttiomyces Bartsch 59, **97**
-helicus Sparrow et Barr 97, **99**
-spinulosus (Blytt) Bartsch 97, **99**
*Caeoma* 45
*-minutum* Pat. 45
Catenaria 138
*-pygmea* Serb. 138
*Chrysophlyctis* 41
*-endobioticum* Schilb. 41
Chytridiales Cohn 5, 11, 13, 59, 76
*Chytridieae* d By. et Wor. 5
Chytridiomycetes Cejp 5, 9, 11, 15
Chytridium Braun 5, **116**, 118
-acuminatum Braun 118, 120, **124**
*-ampullaceum* Braun 78
*-anatropum* Braun 79
*-anemones* dBy. et Wor. 37
*-apiculatum* Braun 136
*-ceipii* Fott 110
-chaetophylum Scherff. 118, 120, **123**
*-chlorobotritis* Fott 111
*-citriforme* Sparrow 111
-conferva (Wille) Minden 118, **120**
*-endogenum* Braun pro parte 18
*-entophytum* Braun 18
*-gibbosum* Scherff. 111
*-globosum* Braun 84
*-gregarium* Nowak. 19
*-hydrodictyi* Braun 100
*-intestinum* (Braun) Rab. 18
*-kolianum* Domjan 113
*-lagenaria* Schenk 113
-lagenula Braun pro parte 118, **120**
-lateoperculatum 120
*-laterale* Braun 86
*-luxurians* Tomaschek 21
*-mammilatum* Braun 86
*-mastigotrichis* Nowak. 125
-olla Braun 118, 120, **123**
*-pollinis-pini* Braun 87
*-quadricorne* dBy. 105
*-rhizinum* Schenk 138
-rhizophydii Karling **118**
*-rosea* dBy. et Wor. 127
*-schenkii* (Schenk) Scherff. 115
-sp. 27
-sphaerocarpum Dang. 118, **122**
*-spinulosum* Blytt 99
*-stellatum* (H.E.Petersen) Koch 116
*-subangulosum* Braun 89
-vagans Braun 87
-versatile Scherff. 118, **122**
*-versatile var. acaulis* Canter 122
*-zygnematis* Rosen 105
Chytriomyces Karling 59, **107**
-aureus Karling 107, **108**
-hyalinus Karling **107**
*-nodulatus* Haskins 107
-tabellariae 93
Cladochytriaceae Schroet. 14, **142**
*Cladochytrium* Nowak. pro parte 145
Cladochytrium Nowak. pro parte 142, 143, **150**
*-elegans* Nowak. pro parte 148
-tenue Nowak. 150, **151**, 152
-replicatum Karling 150, 151, **152**
-aurantiacum Richards 151, **154**
Coenomyces Deckenbach **143**
-consuens Deckenbach **143**
Dangeardia B. Schroeder 130, **139**
*-appendiculata* (Zopf) Batko 141
-echinulata Batko **140**
-mammilata B.Schroeder **140**
*Dangeardiana* Valkanov 141
*-apiculata* (Braun) Batko 136
Diplochytridium Karling 108
-cejpii (Fott) Karling **110**, 113, 118
-chlorobotritis (Fott) Karling 110, 111
-citriforme (Sparrow) Karling 110, **111**, 113
-gibbosum (Scherff.) Karling 110, **111**, 113
-kolianum (Domjan) Karling 110, **113**
-lagenaria (Schenk) Karling 110, **113**, 115
-schenki (Schenk) Karling 110, 113, **115**
-stellatum (H.E.Petersen) Karling 110, **116**
Diplochytridium Tomaschek 108


* Курсивом выделены синонимы, полужирные цифры означают страницы, на которых приведено основное описание.

Diplophlyctis Schroeter 129, 130, 133
-intestina (Schenk) Schroet. 133, 134
-laevis Sparrow 133, 135
Endochytrium Sparrow 129, 130
-pseudodistomum (Scherff.) Karling 130, 131
-ramosum Sparrow 130, 132
Endodesmidium 29
Entophlyctaceae Whiffen 14, 129
Entophlyctis Fischer 129, 130, 135
-apiculata (Braun) Fischer 136
-bulligera (Zopf) Fischer 136, 138
-*cienkowskiana* (Zopf) Fischer 139
-confervae-glomeratae (Cienkowski) Sparrow 136, 139
-*intestina* (Schenk) Fischer 133
-*pseudodistomum* Scherff. 130
-pygmea (Serb.) Sparrow 136, 138
-rhizina (Schenk) Minden 136, 138
*Euchytridium* 123
-*olla* (Braun) Sorokin 123
Eusynchytrium (subgenus) 31
Exosynchytrium (subgenus) 31, 35
*Hapalopera* Fott 74
Harpochytriales 5, 11, 13
Hyphochytriomycetes 5
Karlingia Johanson 10, 127
-rosea (dBy. et Wor.) Johanson 127, 128
*Karlingiomyces* Sparrow 127
Lagenidiales 55, 57
Mesochytrium (subgenus) 31, 35
*Micromyces* Dangeard 29, 31, 34
-*fischeri* (Scherff.) Sparrow 34
-*mirabilis* (Canter) Sparrow 34
-*spirogyrae* Skwortzow 47
-*zygogonii* (Dang.) Karling 49
Micromycopsis Scherff. 29, 31, 32
-cristata Scherff. 31, 32 , 33, 34
-fischeri 31, 32, 33, 34
-mirabilis 32, 34
Microsynchytrium (subgenus) 31, 35, 36
*Miyabella* Ito et Homma 34
-*puerariae* (P.Henn) Ito et Homma 45
Miyophagus Thaxter 54, 57
-ucrainicus (Wize) Sparrow 58
Monoblepharidales 5, 11, 13
Myzocitium 55, 57
Nowakowskiella Schroet. 143, 145
-*crassa* Karling 148
-*delica* Whiffen 148
-elegans (Nowak.) Schroet. 145, 148
-*endogena* Const. 148
-hemisphaerospora Schanor 145
-macrospora Karling 145, 146
-methistemichroma Batko et Hassan 145, 147
-*profusa* Karling 148
-ramosa E.J.Butler 145, 148
Obelidium Nowak. 59, 93
-mucronatum Nowak. 93, 94, 95
Olpidiaceae Schroet. 14
*Olpidiaster* Pascher 15
*Olpidiella* 18
-*diplochytridium* Lagerh. 21
-*endogena* (Braun) Lagerh. 18
Olpidiopsis 58
-*ucraunica* Wize 58
Olpidium (Braun) Rab. 10, 15
-agrostidis Sam. 16, 17
-*ampullaceum* (Braun) Sorokin 78
-*apiculatum* (Braun) Rab. 136
-*berzii* de Wild. 17
-*brassicae* Wor. 17
-brassicae (Wor.) Dang. 16, 17
-cucurbitacearum Barr et Dias 16, 17
- *diplochytridium* (Tomaschek) Schroeter 21
-endogenum (Braun) Schroet. 16, 18
-entophytum (Braun) Rab. 16, 18
-fulgens (Zopf) Karling 16, 18
-gregarium (Nowak.) Schroet. 16, 19, 20
-hyalotheca Scherff. 16, 19, 20
-lemna (Fischer) Schroet. 16, 19
-luxurians Tomaschek 16, 21, 23
-majus Cook 16, 21
-maritium 16, 21
-nematodae Skwortzow 16, 22
-pendulum Zopf 16, 22, 23
-pseudosporearum Scherff. 16, 22, 23
-radicale Schwartz et Cook 16, 24
-*radicicolum de* Wild. 17
-saccatum Sorokin 15, 20, 24
-simulans dBy. et Wor. 16, 24
-trifolii Schroet. 16, 24
-uredinis (Lagerh.) Fischer 16, 25
-utriculiforme Scherff. 15, 20, 25
-vampirellae Scherff. 16, 22, 23, 25
-viciae Kusano 16, 26
Oomycetes 15
*Phlyctidium* Rab. 74, 76, 99
-*anatropum* (Braun) Rab. 79
-*anomalum* Couch 91
-*dangeardii* Serb. 81, 91
-*globosum* (Braun) Sorokin 84
-*hyanaldi* Schaarschmidt 85
-*hydrodictyi* (Braun) Rab. 100
-*irregulare* de Wild. 85
-*lagenula* (Braun) Rab. 120
-*laterale* (Braun) Sorokin 86
-*sphaerocarpum* (Zopf) Serb. 88
-*vagans* (Braun) Rab. 87
*Phlyctidium* Schroet. pro parte 99
Phlyctochytrium Schroet. 10, 59, 99
-aureliae Ajello 100, 102, 103
-biporosum Couch 100, 101
-circulidentatum Koch 100, 102, 104
-*confervae* (Wille) Lemmerman 120
-hydrodyctyi (Braun) Schroet. 100
-palustre Gaertner 100, 101
-palustre 90
-papillatum Sparrow 100, 101
-planicorne Atkinson emend. Umflett et Holland 100, 102, 103
-quadricorne (dBy. ) Schroet. 100, 105, 107
-*schenkii* (Dang.) de Wild. 115

-*stellatum* H.E.Petersen 116
-*westii* (Masse) de Wild 113
-zygnematis (Rosen) Schroet. 100, 105, 107
*Pleolpidium* Fischer 26
*Pleotrachelus* Zopf 15, 17
-*virulentus* Saht. 17
-*bornevanus* Saht. 24
-*brassicae* (Wor.) Saht. 17
-*fulgens* Zopf 18
Podochytrium Pfitzer 59, 66, 81
-clavatum Pfitzer 66
Polyphagus Nowak. 59, 60, 62
-*endogena* Nowak. 73
-euglenae Nowak. 62, 64, 65
-*euglenae* Nowak. pro parte 64
-*euglenae* var. minor Nowak. 64
-laevis Bartsch 62, 64
-parasiticus Nowak. 62, 65
-*rostratus* (Serb) Shen 60
*Pseudolpidiella* (pro parte) Cejp 15
*Pycnochytrium* (dBy.) Schroet. 34
-*anemones* (DC.) Schroet. 37
-*globosum* Schroet. 43
-*lateum* Schroet. 44
-*mercurialis* (Sibert) Schroet. 44
-*pilificum* (Thomas) Schroet. 45
-*stellariae* (Fckl.) Schroet. 47
-*succisae* (dBy. et Wor.) Schroet. 47
Pycnochytrium (subgenus) 31, 35
Pylobolus 19
-crystallinus 19
-kleinii 19
Rhizidiaceae Schroet. 14, 58
*Rhizidiopsis* Sparrow 66
Rhizidium Braun 59, 68, 93
-*acuforme* Zopf 77
-*appendiculatum* Zopf 141
-brauni Zopf 68, 71, 73
-*bulligerum* Zopf 138
-chitinophilum Sparrow 68, 69, 70
-*cienkowskianum* Zopf 139
-*confervae* Wille 120
-*confervae-glomeratae* Cienkowski 139
-elongatum Karling 68, 69
-*fusus* Zopf 82
-*hydrodictyi* (Braun) Fischer 100
-*intestinum* Schenk pro parte 115, 133
-*lagenaria* (Schenk) Dang. 113
-mycophilum Braun 68
-*mycophilum* Braun sensu Nowak. 71
-nowakowski Karling 68, 71, 73
-*quadricorne* (dBy.) Dang. 105
-ramosum Sparrow 68, 70, 71
-*schenki* Dang. 115
-*sphaerocarpum* Zopf 88
-varians Karling 68, 69
-*westii* Masse 113
-*zygnematis* (Rosen) Dang. 105
*Rhizidium* sensu Fischer 99
Rhizoclosmatium H.E.Petersen 59, 94
-*aurantiacum* 94
-globosum H.E.Petersen 94, 96
Rhizophlyctis Fischer 93, 124
-*brauni* (Zopf) Fischer 71
-harderi Uebelmesser 124, 125, 126
-mastigotrichis (Nowak.) Fischer 124, 125
-petersenii 96, 124
-*rosea* Fischer 127
- Rhizophydium Schenk 10, 59, 66, 74, 76, 93, 120, 123
-acuforme (Zopf) Fischer 77
-agile (Zopf) Fischer 77, 78
-ampullaceum (Braun) Fischer 77, 78
-anatropum (Braun) Karling 77, 79, 80
-*appendiculatum* (Zopf) Fischer 141
-beauchampi 77
-bumilleriae 92, 93
-chaetiferum Sparrow 76, 79
-chlorogonii Jacz. 77, 79
-clinopus Scherff. 77, 81
-cyclotella Zopf. 77, 81
-dangeardii (Serb.) Jacz. 76, 81, 91
-fusus (Zopf) Fischer 77, 82
-gibbosum (Zopf) Fischer 77, 82,
-globosum (Braun) Rab. 76, 77, 82, 84
-goniosporum Scherff. 77, 82, 85
-granulosporum Scherff. 77, 84
-hyanaldi (Schaarschmidt) Fischer 77, 85
-irregulare (de Wild.) Fischer 77, 85
-*karlingii* Sparrow 86
-*lagenula* (Braun) Fischer 120
-laterale (Braun) Rab. 77, 80, 86
-macrosporum 92
-mammilatum (Braun) Fischer 76, 86
-megastomum Sparrow 76, 86
-minutum Atkinson 77, 87
-ovatum Couch 77, 87
-planctonicum 93
-pollini-pini (Braun) Zopf pro parte 77, 82, 87
-punctatum Golub. 76, 88
-sphaerocarpum (Zopf) Fischer 76, 82, 87, 88
-sphaerotheca Zopf 77, 89
-squamosum Golub. 77, 89
-subangulosum (Braun) Rab. 77, 89, 90
-undatum Golub. 77, 90
*Rhizophyton* Zopf 74
-*agile* Zopf 78
-*gibbosum* Zopf 82
Rhizosiphon Scherffel 130, 132
-crassum Scherff. 132, 133
Rozella Cornu 26
-allomicis Foust 26, 27, 28
-marina 27
-septigena Cornu 26, 27
*Rozia* Cornu 26
Saccomyces Serbinow 59, 73
-dangeardii Serb. 73, 74, 75, 82, 91
-*endogenus* (Nowak.) Sparrow 73, 74
Saprolegnia 27
-dioica 27
-spiralis 27

*Scherffelia* Sparrow 141
-*parasitans* Sparrow 142
Scherffeliomyces Sparrow 141
-appendiculatus (Zopf) Sparrow 141
-parasitans Sparrow 141, 142
*Septocarpus* Zopf 66
-corynephorus Zopf 66
Septochytrium Berdan 143
-variabile Berdan 144
*Septorperma* Whiffen 91
Septosperma Whiffen ex Seymour 59, 91
-anomalum (Couch) Whiffen 91, 92
-rhizophydii Whiffen 91, 93, 92
Sphaerita Dang. 27
-dangeardii Chatton et Brodsky 29, 30
-*endogena* Dang. pro parte (in Euglena) 29
-endogena Dang. pro parte (in Rhizopoda) 29
*Sphaeronema* 44
-*mercurialis* Sibert. 44
Spizellomycetales Barr 11
Sporophlyctis Serb. 59, 60
-*chinensis* (Shen) Sparrow 60
-rostrata Serb. 60, 61
Synchytriaceae Schroet. 14, 29
Synchytrium (subgenus) 35, 36, 76
Synchytrium dBy. et Wor. 5, 14, 29, 31, 34, 35, 39
-anemones (DC) Wor. 37, 52
-anomalum Schroet. 37, 38, 49, 52
-aureum Schroet. 35, 37, 38, 39, 50, 51, 52, 53, 54
-*brownii* Karling 43
-caricis Golov. 35
-chrysosplenii Sorokin 35, 36, 38
-chamaedrioides 39
-*chiltony* 47
-cupulatum Thomas 37, 40, 52, 53
-decipiens Farlow 36, 40, 51
-dolichi (Cooke) Gaum. 36, 41, 51
-endobioticum (Schilb.) Perc. 14, 36, 41, 43, 53
-fulgens Schroet. 36, 43, 52
-globosum Schroet. 37, 43, 50, 51, 53, 54
-lateum Schroet. 37, 44, 51
-mercurialis (Siebert) Fckl. 35, 37, 39, 44, 51, 52
-minutum (Pat.) Gaum. 36, 45, 51
-myosotidis 39, 50, 52
-niesslii Bubak 37, 45, 52
-*oenotherae* dBy. 43
-*peckii* (Thuemen) Pound 40
-phegopteridis Juel. 37, 46, 53
-pilificum Thomas 37, 39, 45, 52, 53
-potentillae (Schroet.) Lagerh. 37, 40, 46, 53
-punctatum Schroet. 35, 37, 46, 52
-punctum Sorokin. 35
-*solani* Massee 41
-spirogyrae (Skwortzow) Karling 36, 47, 54
-stipae Golov. 35
-stellariae Fckl. 47, 51
-*stellariae f. mediae* Thuemen 47
-succisae dBy. et Wor. 36, 47, 51
-taraxaci dBy. et Wor. 35, 36, 48, 50
-*taraxaci var. succisae* Cuboni et Macini 47
-tunicae Golov. 35
-urticae Sorokin 35
-viride Schneider 49, 51
-zygogonii (Dang.) Karling 36, 49, 54
*Tylochytrium* Karling 74
-*dangeardii* (Serb.) Karling 81
Uredo 40
-*minuta* (Pat.) Sacc. 45
-*peckii* Thuemen 40
*Woroninella* Raciborski 34
-*aecidioides* (Peck) Syd. 40
-*dolichi* (Cooke) Syd. 41
-*minuta* Syd. 45
Woroninella (subgenus) 31, 36
Zygomycetes 15
Zygorhizidium willei 93

## ОГЛАВЛЕНИЕ


Предисловие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 5
Список сокращений географических названий, принятых при указании распространения видов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 8
Класс *Chytridiomycetes* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 9
Таблица для определения порядков . . . . . . . . . . . . . . . . . 13
Порядок *Chytridiales* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 13
Таблица для определения семейств . . . . . . . . . . . . . . . . . 14
1. Сем. *Olpidiaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14
2. Сем. *Synchytriaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 29
3. Сем. *Achlyogetonaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . 54
4. Сем. *Rhizidiaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 58
5. Сем. *Entophlyctaceae* . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 129
6. Сем. *Cladochy*triaceae . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 142
Литература . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 155
Словарь терминов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 161
Список сокращений фамилий авторов, приведенных при таксонах хитридиевых грибов . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 162
Указатель латинских названий грибов . . . . . . . . . . . . . . . 163

Научное издание

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ
Класс ХИТРИДИОМИЦЕТЫ
Вып. 1
Ольга Георгиевна Голубева
Порядок ХИТРИДИЕВЫЕ

*Утверждено к печати*
*Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова РАН*

Оригинал-макет изготовлен в ЗАО НПО «Мир и семья-95»
СПб., В.О., Большой пр., 55
Компьютерная верстка *И.Г. Константинова*

Сдано в набор 15.10.94 г. Подписано к печати 16.06.95 г.
Формат 60 x 90/16, объем 10,5 печ.л. Бумага офсетная № 1.
Печать офсетная. Гарнитура «Таймс». Тираж 700 экз. Заказ 3405

Отпечатано в Санкт-Петербургской типографии № 1 РАН
199034, СПб., В.О., 9 линия, д. 12